

**MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
ZUR FÜTTERUNGSABHÄNGIGEN REGRESSION
UND PROLIFERATION DER PANSENSCHLEIMHAUT**

MICHAEL SCHWARZ

Disbui. München

1987





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554822_0078

Aus dem
Institut für Tieranatomie
(Lehrstuhl Prof. Dr. F. Sinowatz)
und der
II. Medizinischen Tierklinik
(Lehrstuhl für Innere Krankheiten der Klauentiere)
(Vorstand : Prof. Dr. Dr. h.c. G. Dirksen)
der Tierärztlichen Fakultät der Universität München

Arbeit angefertigt unter Anleitung von Prof. Dr. H. G. Liebich

MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR FÜTTERUNGSABHÄNGIGEN
REGRESSION UND PROLIFERATION DER PANSENSCHLEIMHAUT

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig - Maximilians -
Universität München

von

Michael Schwarz
aus

Tiberias / Israel

München 1987

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Prof. Dr. H. Zucker

Referent: Prof. Dr. H.G. Liebich

Korreferent: Prof. Dr. J. v. Sandersleben

Tag der Promotion: 24. Juli 1987

Meinen Eltern gewidmet

Meinen Eltern gewidmet

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I. EINLEITUNG	4
II. LITERATURÜBERSICHT	5
1. Fütterungsbedingte Veränderungen an Pansenzotten	5
2. Zeitlicher Verlauf fütterungsbedingter Veränderungen an Pansenzotten	6
3. Fütterungsabhängige Veränderungen von Form, Größe und Dichte der Pansenzotten	8
4. Fütterungsbedingte Veränderungen der ruminalen Tunica mucosa	10
a) Struktur der Lamina epithelialis mucosae	10
b) Struktur der Lamina propria mucosae	11
5. Fütterungsbedingte Veränderungen der Zellkinetik innerhalb der ruminalen Lamina epithelialis mucosae	12
6. Funktionelle Bedeutung fütterungsabhängiger Veränderungen der Pansenschleimhaut	12
III. EIGENE UNTERSUCHUNGEN	
1. MATERIAL und METHODE	14
a) Untersuchte Tiere sowie ihre Haltung und Fütterung	14
b) Technik der Entnahme von Pansenzotten	20

c)	Bearbeitung der Pansenzotten	23
d)	Makroskopisch-anatomische Beurteilung der Pansenzotten	23
e)	Histologische Präparation der entnommenen Schleimhautproben	24
f)	Auswertung der histologischen Schnittpräparate	25
2.	ERGEBNISSE	26
a)	Ergebnisse der makroskopisch-anatomischen Untersuchungen an Pansenzotten nicht laktierender, nicht trächtiger Kühe der Gruppe 1	26
	Fütterungsabhängige Veränderungen bei Kuh I	26
	Fütterungsabhängige Veränderungen bei Kuh II	43
b)	Ergebnisse der makroskopisch-anatomischen Untersuchungen an Pansenzotten trächtiger bzw. laktierender Kühe der Gruppe 2 : am Ende der Trockenstehzeit und zu Beginn der Hochlaktation	49
c)	Ergebnisse der mikroskopisch-anatomischen Untersuchungen an Pansenzotten von Kühen der Gruppen 1 und 2	59
IV.	DISKUSSION	74
V.	ZUSAMMENFASSUNG	83
VI.	SUMMARY	84
VII.	LITERATURVERZEICHNIS	85

I. EINLEITUNG

Seit geraumer Zeit ist bekannt, daß die Pansenschleimhaut des Kalbes erst nach Übergang zu Trockenfutter ihre wiederkäuertypische Struktur entwickelt. Damit tritt jedoch kein Fixzustand ein, sondern an der ruminalen Mukosa laufen zeitlebens strukturelle Veränderungen ab. In vergleichenden Studien an Pansenzotten wildlebender und domestizierter Wiederkäuer konnte die hohe Adaptationsfähigkeit der Pansenschleimhaut als ein arttypisches Phänomen erkannt werden (HOFMANN, 1968 ; 1973). Nach HOFMANN und SCHNORR (1982) müssen folgende Strukturveränderungen der Pansenzotten unterschieden werden : 1) physiologische Veränderungen während der Umstellung von Milch auf strukturierte Nahrung , 2) jahreszeitlich-zyklische Adaptationsvorgänge wildlebender Wiederkäuer und ganzjährig im Freiland lebender Hauswiederkäuer sowie 3) Schleimhautveränderungen bei relativ artgemäßer, jedoch wechselnder Fütterung .

In früheren Studien an der ruminalen Schleimhaut wiesen BROWNEE (1956), WARNER (1956), SANDER et al. (1959), TAMATE et al. (1962) sowie ASH und DOBSEN (1963) bereits auf die hohe Variabilität der Pansenzotten bei adulten Rindern hin. Bis heute ist diesen Mitteilungen eine Vielzahl von Publikationen gefolgt, aus denen stets ein Grundgedanke erkennbar wird : Die Ursachen ruminaler Adaptationsvorgänge sind vielschichtig und komplex verbunden. Danach beeinflussen nervale und endokrine Stimuli, vorherrschend jedoch exogene, fütterungsbedingte Faktoren die Struktur der Pansenschleimhaut.

Frühere Arbeiten zur Frage der fütterungsabhängigen Adaptationsfähigkeit der Pansenzotten ließen nur unvollständig den Verlauf ruminaler Regressions- und Proliferationsvorgänge erkennen. Mit den von LIEBICH et al. (1982) sowie von BROSI (1983) und DIRKSEN et al. (1984) beschriebenen histologischen Strukturveränderungen wurde an bioptisch entnommenen Einzelzotten erstmals der kontinuierliche Ablauf der Schleimhautadaptation im Gefolge energetisch unterschiedlicher Futterrationen aufgezeigt.

Ziel der vorliegenden Untersuchungen war es an Hand in vivo entnommener Schleimhautareale den Verlauf ruminaler Auf- und Abbauvorgänge bei wechselndem, standardisiertem Fütterungsregime makroskopisch- und mikroskopisch anatomisch zu verfolgen.

II. LITERATURÜBERSICHT

1. Fütterungsbedingte Veränderungen der Pansenzotten

Als exogener Steuermechanismus wird der Energiegehalt des aufgenommenen Futters, genauer gesagt, die darin enthaltene Menge an (leicht- und schwerverdaulichen) Kohlenhydraten verantwortlich gemacht. Nach dem heutigen Kenntnisstand kann angenommen werden, daß energiereiche, roh-faserarme Rationen, die einen hohen Anteil leichtverdaulicher Kohlenhydrate einschließen, indirekt proliferative Veränderungen der Pansenzotten induzieren. Diese Vorgänge werden makroskopisch durch ein ausgeprägtes Zottenwachstum deutlich, begleitet von einer Steigerung des Schleimhauttrockengewichtes. Im anderen Fall zieht ein hoher Anteil energiearmer, roh-faserreicher Futterbestandteile eine Reduktion der Pansenzotten nach sich (BROWNEE, 1956; NOCKELS et al., 1966; BLEICHNER und ELLIS, 1968; HOFMANN, 1973; KAUFFOLD et al., 1975; FELL und WEEKS, 1975; BERG et al., 1976; MAYER und LIEBICH, 1980; NOWCEK et al., 1980; BROSI, 1983; HANNES, 1983; DIRKSEN et al., 1984).

Soweit bislang aus der Literatur ersichtlich ist, sind diese intraruminalen Adaptationsvorgänge nicht direkt auf die verschiedenen Futtermittel zurückzuführen, sondern vielmehr auf Abbauprodukte, die in den Vormägen beim bakteriellen Aufschluß der verzehrten Kohlenhydrate gebildet werden (BROWNEE, 1956; FLATT et al., 1958 ; BULL et al., 1965; GIESECKE, 1967; FELL und WEEKS, 1975). Das jeweilige Schleimhautniveau hängt dabei von den im Zeitraum von Wochen kontinuierlich auftretenden Konzentrationen kurzkettiger Fettsäuren ab. Diese Erkenntnisse gehen auf Ergebnisse experimenteller Untersuchungen von SANDER et al. (1959), KAUFFOLD et al. (1977) und SAKATA und TAMATE (1978 a und b ; 1979) zurück. Als Induktor der Schleimhautproliferation wirkt vor allem die Buttersäure, während die stimulierende Wirkung von Propionsäure wesentlich geringer ist. Von besonderem Interesse ist dabei die Tatsache, daß Essigsäure dieser Effekt nicht zueigen ist (GIESECKE und HENDRICKX, 1973), obgleich der Anteil dieser flüchtigen Fettsäure an der Gesamtmenge der im Pansen gebildeten kurzkettigen Fettsäuren mehr als die Hälfte ausmacht. Experimentell intraruminal applizierte Essigsäure hat keinerlei wachstumsanregende Wirkung auf die Mukosa, vielfach wird sogar eine gegen- teilige Veränderung erzeugt (KAUFFOLD et al., 1977).

Auf Grund des heutigen Kenntnisstandes kann somit angenommen werden, daß insbesondere das molare Verhältnis der flüchtigen Fettsäuren, d.h. der Anteil an Butter- und Propionsäure die Oberflächenproliferation der Pansenzotten beeinflußt.

Gleichzeitig wird durch die genannten kurzkettigen Fettsäuren auch die Dichte des rumianen Zottenbesatzes induziert. Nach Fütterung von energiearmen Rationen kann eine Reduktion der Zottendichte beobachtet werden (NOCKELS et al., 1966 ; BERG et al., 1976 b). Diese Vorgänge werden auch bei wildlebenden Wiederkäuern beschrieben. Nach HOFMANN (1976) tritt bei Wildwiederkäuern darüberhinaus auch eine altersabhängige Verminderung der Zottenzahl pro Flächeneinheit - begleitet von einer zunehmenden mittleren Größe - auf.

Die Bedeutung der Zusammensetzung der Futters in Bezug auf Nährwert, Verdaulichkeit und Anteil leichtverdaulicher Kohlenhydrate ist von HOFMANN (1973) am Beispiel ostafrikanischer Wildwiederkäuerrassen untersucht worden. Danach können Konzentrat-Selektierer, Rauhfutterfresser (Grasfresser) und Mischäser unterschieden werden. In Erweiterung dieser Erkenntnisse können auch einheimische Wildwiederkäuer klassifiziert werden : Rehwild als Konzentrat-Selektierer und Rotwild als Mischäser (HOFMANN, 1978). Die richtungweisenden Beobachtungen von HOFMANN (1973 und 1978) erklären auch die proliferativen Adaptationsvorgänge der ruminalen Zottenfläche während der (nährstoffreichen) afrikanischen Regenzeit bzw. der europäischen Sommerzeit, während sich energiearme Futterrationen in der Trockenzeit bzw. der Wintermonaten durch eine Verkürzung der Zotten ausdrücken.

2. Zeitlicher Verlauf fütterungsbedingter Veränderungen der Pansenzotten

Fütterungsbedingte Veränderungen an der Pansenschleimhaut unterliegen einem zeitabhängigen Adaptationsmechanismus, über dessen Dauer in der Literatur unterschiedliche Angaben vorliegen. Grundsätzlich besteht Übereinstimmung, daß Regression bzw. Proliferation der Pansenzotten solange ablaufen, wie die ursächlichen endogenen oder exogenen Faktoren direkt intraruminal wirken (PIATKOWSKI und SCHIEMANN, 1975). Bereits Stunden nach Umstellung auf energiereiche Ration kann eine Änderung der Sauerstoffaufnahmefähigkeit der Schleimhaut, verbunden mit einer Zunahme der Zellkernvolumina der Epithelzellen eintreten (KAUFFOLD, 1974). Damit verbunden sind tageszeitliche Schwankungen, die sich der intraruminalen Konzentration der kurzkettigen Fettsäuren anpassen (KAUF-

FOLD, 1974). In Fütterungsexperimenten am Schaf konnten SAKATA und TAMATE (1978 a) zeigen, daß selbst nach einmaliger intraruminaler Applikation von Buttersäure ein signifikanter Anstieg an Mitosen im Stratum basale der Lamina epithelialis mucosae eintritt, während nach intraruminaler Gabe von Propion- und Essigsäure gleichartige Veränderungen erst 2- 3 Tage später folgen (SAKATA und TAMATE , 1979) .

Andrerseits soll ein dreitägiges Absetzen der Nahrung beim Schaf zu erheblichen Reduzierungsvorgängen im Epithel der Schleimhaut führen, die durch Kernschrumpfung und Absinken der Mitosewerte gekennzeichnet sind, begleitet von erheblichen Schädigungen an den Zellorganellen (TAMATE et al., 1973) .

Erst nach längerer Einwirkungszeit energiereichen Futters treten nachhaltige Anpassungsvorgänge auf. Nach KAUFFOLD et al. (1975) benötigt die Pansenschleimhaut ca. 3 Wochen zur Adaptation, HINDERS und OWEN beschreiben bereits 1965 das Auftreten einer deutlichen Zottenhypertrophie innerhalb von 3 Wochen nach Umstellung von energiearmen Rationen auf energiereiche Fütterung. Auch HOFMANN (1973) und THOMPSON (1973) nehmen für den Umbau - bzw. Anpassungszeitraum eine Dauer von 3 Wochen an.

Die Dauer der ruminalen Auf - und Abbauvorgänge ist sowohl vom Energiegehalt der Futterrationen als auch von der Dauer der Verabreichung abhängig. Extrem konzentratreiche Fütterung (90 % Gerstenschrot, Luzerne-Pellets) bewirkte bereits 2 - 4 Wochen nach Futterwechsel mittelgradige parakeratotische Veränderungen, nach 8 Wochen war die Parakeratose erheblich (HINDERS und OWEN , 1965 ; FELL et al., 1978) . Gleichzeitig zeigen die Beobachtungen an parakeratotischen Schleimhäuten, daß regressive Vorgänge langsamer ablaufen als proliferative Veränderungen (VIDACS und WARD, 1960; NOCKELS et al., 1966) .

MAYER und LIEBICH (1980), LIEBICH et al. (1982), LIEBICH et al. (1984), DIRKSEN et al. (1984) und MAYER et al. (1986) haben in langjährigen Untersuchungen an Hochleistungsrindern den Verlauf adaptiver Veränderungen der Pansenschleimhaut an Hand ruminaler Biopaten untersucht. Während einer zweimonatigen Applikation von energiearmem "Trockenstehfutter" liefen an den Pansenzotten kontinuierlich verlaufende Regressionsvoränge ab, nach Futterwechsel auf energiereiche Laktationsration proliferierte die ruminale Schleimhaut innerhalb 4 - 6 Wochen auf ein hohes Niveau.



Die an trächtigen Hochleistungskühen gewonnenen Ergebnisse konnten an nicht tragenden, nicht laktierenden Tieren bestätigt werden (BROSI, 1983 ; DIRKSEN et al., 1984). In diesen Versuchsreihen wurden Kühe über drei Perioden mit jeweils energetisch unterschiedlichen Rationen gefüttert: 1. Heu ad libitum (8 Wochen), 2. energiereiche Konzentratfütterung (14 - 20 Wochen) und 3. Heu und Stroh ad libitum (5 Wochen). Die in vierzehntägigen Abständen durch Biopsie gewonnen Pansenzotten zeigten in lichtmikroskopischen Verlaufsuntersuchungen, daß Regeneration und Proliferation der Zottengröße auf ein " ziehharmonika - artiges " Verhalten der Epithelzapfen der Lamina epithelialis mucosae zurückzuführen sind. Bei hochenergetischer Futterration weichen die Epithelzapfen unter Vergrößerung weiter auseinander als nach energiearmer Fütterung.

3. Fütterungsabhängige Veränderungen von Form, Größe und Dichte der Pansenzotten

SCHNORR und VOLLMERHAUS (1967) haben bereits vor 20 Jahren Untersuchungen zur Differenzierung des Oberflächenreliefs der Pansenschleimhaut bei Hauswiederkäuern (Rind und Ziege) durchgeführt, die bis heute als grundlegende Arbeiten anerkannt sind. Erstmals wurden dabei Ergebnisse aus morphometrischen Verfahren zur Bestimmung von Zottengröße- und -verteilung publiziert und aus diesen Parametern ein Oberflächen-Vergrößerungsfaktor (OVF) für die ruminale Schleimhaut ermittelt. HOFMANN (1968) erweiterte diese Erkenntnisse auf die besonderen Verhältnisse freilebender ostafrikanischer Wiederkäuer und postulierte dabei die direkte Beziehung zwischen Adaptation der Pansenschleimhaut und art - bzw. gruppentypischer Ernährungsweise.

HOFMANN (1973) konnte aufgrund umfangreicher vergleichender Studien eine Zotten-Grundform definieren, die in ihren Grundzügen dem Bau foetaler Zotten nahe kommt : diese Zotten sind filiform und weisen ein konisches oder abgerundetes freies Ende auf. Der Einfluß energetisch unterschiedlicher Futterrationen beeinflußt diese Zottengrundform entscheidend. Danach sind verbreiterte, bogenförmig abgerundete Zottenformen Ausdruck einer nährstoffreichen, rohfasearmen Fütterung, während filiiforme, schmale Zotten nach energiearmer Futterration als "Hungerformen" angesehen werden können und damit dem foetalen Entwicklungsstadium ähneln.

Entscheidend für die Gestaltung der Pansenprofiles ist jedoch die Länge und Dichte der Zotten. Nach SCHNORR und VOLLMERHAUS (1967) schwanken Anzahl, Höhe und Breite der " Hauptzotten " erheblich, so daß in den verschiedenen Pansenabschnitten unterschiedliche Schleimhautprofile erkennbar werden.

Trotz des unterschiedlichen Verteilungsmusters der Zotten sind Zonen mit permanent dichtem Zottenbesatz nachweisbar. So weist das Atrium ruminis - unabhängig vom jeweiligen Energiegehalt der Nahrung - stets die größte Dichte und die höchste Länge der Pansenzotten auf. Ein vergleichbar dichtes Pansenzottenprofil ist auch am Boden des dorsalen und dem des ventralen Endblindsackes erkennbar (SCHNORR und VOLLMERHAUS , 1967). Dennoch wird die Zottenanzahl auch dort wesentlich von der Energiekonzentration beeinflusst. Nach GEIGER et al. (1977) variiert die Zottenanzahl domestizierter Wiederkäuer mitvornehmlich leichtverdaulicher, rohfaserarmer Fütterung deutlicher als bei freilebenden Wiederkäuern mit vorwiegender Gras- und Rauhfutteraufnahme.

KÖNIG, HOFMANN und GEIGER (1976) zeigten an der Pansenschleimhaut freilebender Wildwiederkäuer auch, daß Zotten keinesfalls permanente Bildungen darstellen, sondern ständigen Umbildungsvorgängen unterliegen : während der energiearmen Futterperiode in den Wintermonaten tritt eine deutliche Verringerung der Zottenanzahl auf, teilweise begleitet von einer Reduktion der Zottengröße (" Hungerzotten "). Im Sommer zieht die Aufnahme energiereicher Konzentratnahrung eine Zunahme der Zottendichte nach sich. Dennoch weisen diese Tiere trotz jahreszeitlicher Schwankungen eine Gleichförmigkeit des Zottenbesatzes auf.

Andere Verhältnisse können bei Gras - und Rauhfutterfressern beobachtet werde. So treten bei Rind und Schaf extreme Variationen bezüglich der Zottengröße in ein und derselben Region auf. Hauptzotten überlagern in dicht mit Papillen besetzten Pansenregionen kleinere, in der Tiefe lokalisierte Nebenzotten. Hieraus leiten sich bei den verschiedenen Wiederkäuerarten extrem differierende Oberflächen - Vergrößerungsfaktoren ab (OVF). Auch HEIDKAMP (1976) sah in der hohen Variabilität der Struktur der Pansenzotten eine direkte Beziehung zum Fütterungsregime.

4. Fütterungsabhängige Veränderungen der ruminalen Tunica mucosa

a) Struktur der Lamina epithelialis mucosae

Der mikroskopisch - anatomische Wandbau des Pansens wurde bereits 1911 von ELLENBERGER eingehend beschrieben. Angaben über die funktionell - morphologischen Zusammenhänge an der Pansenschleimhaut sind vor allem den licht- und elektronenmikroskopischen Arbeiten von SCHNORR und VOLLMERHAUS aus den Jahren 1967 - 1971 , sowie den Untersuchungsergebnissen von HOFMANN (1968 ; 1973) zu entnehmen. Im gleichen Zeitraum erschienen Berichte über die Struktur der ruminalen Schleimhaut von COMLINE et al. (1968), LAKVER et al. (1969) und HENRICKSON (1970) .

Der mikroskopisch-anatomische Aufbau der Pansenschleimhaut ist bei HOFMANN und SCHNORR (1982) zusammenfassend dargestellt, so daß auf Einzelheiten verzichtet werden kann. Dennoch sollten Besonderheiten hervorgehoben werden.

Danach können, abhängig vom jeweiligen Ernährungstyp , d.h. der saisonalen oder der fütterungsbedingten Situation des Wiederkäuers, grundsätzlich zwei Schleimhautzonen unterschieden werden, die entweder mechanische oder resorptive Funktionen übernehmen. Erstere treten bevorzugt im Bereich der Dorsalwand des Pansens und auf den Pansenpfeilern auf. Die Lamina epithelialis ist dann stets durch ein mehr oder weniger ausgeprägtes mehrschichtiges, verhornendes Plattenepithel gekennzeichnet.

Für die funktionelle Leistungsfähigkeit der Pansenwand ist jedoch die Struktur der resorptionsaktiven Wandabschnitte entscheidend. Die Lamina epithelialis stellt sich hier als ein extrem unterschiedlich gestalteter Deckepithelverband dar, dessen freie bzw. basale Flächen ständigen Adaptationsvorgängen unterliegen. Eine entscheidende Rolle nimmt hierbei die Differenzierung des Kapillar-Venolen-Systems im Propria-Bindegewebe ein.

Basale Epithelzapfen, bestehend aus dichten, zylindrischen Zellen, stehen Epithelleisten gegenüber. Diese Epithelschichten nehmen in unterschiedlicher Weise - fütterungsabhängig - Kontakte mit sinusoiden Venolen auf. Die Adaptationsfähigkeit dieses Epithelverbandes an energiereiche , roh-faserarme Futterrationen drückt sich morphologisch durch eine Verdickung der Epithelschicht ohne zusätzliche Verhornung aus. Vergleichende

Untersuchungen haben in diesem Zusammenhang auch gezeigt, daß parakeratotische Epithelumwandlungen als normale epitheliale Anpassungsvorgänge angesehen werden können. Andererseits scheinen auch epitheliale Reduktionsvorgänge nach energiearmer, rohfaserreicher Fütterung durchaus physiologischen Steuermechanismen zu unterliegen. Diese Vorgänge gehen dabei stets mit Umbauvorgängen an den subepithelialen Gefäßen einher.

b) Struktur der Lamina propria mucosae

Der histologische Bau der bindegewebigen Grundlage der Pansenzotten unterscheidet sich nicht von dem bekannten Bild subepithelialer Schleimhautabschnitte anderer mechanisch stärker beanspruchter Körperzonen. Danach bestehen diese Gewebe aus einem dichten Geflecht kollagener Fibrillen vom Typ I, durchflochten von elastischen Fasern mit eingelagerten Fibrozyten und vegetativen Nervenfasern (STEVEN und MARSCHALL, 1970).

Die Gestaltung der bindegewebigen Anteile der Pansenzotte hängt entscheidend vom Entwicklungsgrad des Papillarkörpers ab. Grundlegende Untersuchungen hierzu liegen auch von SCHNORR und VOLLMERHAUS (1967) sowie von WEYRAUCH und SCHNORR (1979) vor. Die zumeist netzförmig angeordneten Bindegewebsspangen bilden an den Seitenflächen der Pansenzotten in Epithelnähe wulstartige oder scharfkantige Enden aus, während sie an der Zottenspitze bevorzugt Lamellen entwickeln. Der Ausbildungsgrad des Papillarkörpers steht in direktem Zusammenhang zur Futterzusammensetzung. Erst nach Umstellung auf strukturiertes Futter setzt beim Kalb die Differenzierung des Papillarkörpers ein (MICHEL und FLECHSIG, 1968 ; HENRICKSON , 1970 ; ARIAS et al., 1978). Auch bei adulten Tieren sind fütterungsabhängige Veränderungen im Bau des Papillarkörpers beschrieben worden (PIATKOWSKI , 1975).

Mit der Differenzierung des Papillarkörpers geht die mikrovaskuläre Versorgung der Pansenzotten einher. Hierzu liegen korrosionsanatomische Untersuchungen von SCHNORR und VOLLMERHAUS (1968) vor. Danach entspringen aus den Schleimhautarterien zwei Zottenrandarterien, die sich in eine oder zwei Zentralarterien fortsetzen. An den scharfen Zottenrändern und an der Zottenspitze schließt sich über oberflächenparallele Arteriolen ein subepitheliales Kapillarnetz an, das an den breiten Seitenflächen in ein abführendes Venolensystem einmündet. Kleine Sammelvenen setzen den Blutfluß zu tiefer gelegenen Netzen der Tunica submucosa fort.

5. Fütterungsabhängige Veränderungen der Zellkinetik innerhalb der ruminalen Lamina epithelialis mucosae

Experimentelle Studien an der Pansenschleimhaut des Schafes ließen einen zirkadianen Rhythmus des Mitose - Index der Basalzellen erkennen. Der Beginn der mitotischen Zellteilungen setzt ungefähr fünf Stunden nach Futteraufnahme ein, ein Vorgang, der experimentell auf die lokale Wirkung von Natrium-n-Butyrat zurückgeführt wird (SAKATA und TAMATE, 1976; SAKATA et al., 1980). Die Zellvermehrung im Stratum germinativum der ruminalen Schleimhaut geht mit einer Proliferation der Epithelzapfen und einem Verschwinden der Hornschichten einher. Diese an Schafen gewonnenen Erkenntnisse gaben erstmals Hinweise auch auf Vorgänge, die letztlich das Zottenwachstum induzieren. Danach besteht eine enge Beziehung zwischen energiereicher Fütterung, Zellkinetik (Epithelproliferation) und Entwicklung des subepithelialen Gefäßkomplexes (Kapillaren / sinusoide Venolen). Eine allmähliche Reduktion des Energiegehaltes der Futterrationen verursacht eine kontinuierliche Zellnekrose, ein Vorgang, der über einzelne Zwischenstufen, schließlich zur Verkürzung der Zotten führen sollte.

6. Funktionelle Bedeutung fütterungsabhängiger Veränderungen der Pansenschleimhaut

Die unter dem Einfluß energiereicher oder energiearmer Fütterung jeweils an der Pansenschleimhaut ablaufenden Umbauvorgänge stellen einen wichtigen Adaptationsmechanismus des Körpers dar. Diese haben unter anderem den Zweck, die Resorptionskapazität des Pansens für kurzkettige Fettsäuren (Propion-, Butter - und Essigsäure) der jeweiligen Produktionshöhe pro Zeiteinheit anzupassen. Dieser Adaptationsvorgang hat vor allen für zwei Körperfunktionen entscheidende Bedeutung: zum einen für die Regulation bzw. Stabilisierung des pH-Wertes im Panseninhalt und zum anderen für den Energiestoffwechsel. Die Zusammenhänge sind vor kurzem von DIRKSEN et al. (1984) beschrieben worden. Im Einzelnen stellen sie sich wie folgt dar:

Wenn die Menge der leichtverdaulichen Kohlenhydrate in der Ration steigt und dadurch gleichzeitig der relative Anteil an strukturiertem Rauhfutter

sinkt, verringert sich die Speichelsekretion und damit der Zufluß von Puffersubstanzen in den Pansen. Da gleichzeitig die Säureproduktion zunimmt, sinkt der pH Wert im Panseninhalt. Gegenläufig dazu nimmt durch den erhöhten Anteil leichtlöslicher Kohlenhydrate in der Futterration die Konzentration an niedrigen Fettsäuren im Panseninhalt zu. Im Weiteren stimulieren nun diese Fettsäuren ihrerseits das Wachstum der Pansen-schleimhaut, was eine Vergrößerung der inneren Pansenoberfläche nach sich zieht. Der beschriebene Adaptationsvorgang mündet letztlich in einer erhöhten Resorptionkapazität der ruminalen Mukosa für niedrige Fettsäuren.

Unter diesen Bedingungen wird die Pansenschleimhaut zum wichtigsten Organ der pH-Wert Regulation, indem sie die Anhäufung von Säuren - und damit den weiteren Abfall des pH-Wertes - verhindert.

Voraussetzung für das Wirksamwerden dieses Regelkreises ist aber, daß dem Tier für die gewebliche Anpassung genügend Zeit gewährt wird. Nach derzeitiger Erkenntnis bedarf es nach der Umstellung auf energiereiches Futter etwa eines Zeitraumes von 4 - 5 Wochen, bis ein hoher Stabilisierungseffekt erreicht ist. Allerdings nimmt die Belastbarkeit von Woche zu Woche zu.

Unter dem Aspekt des Energiestoffwechsels ist die Bedeutung der Schleimhautproliferation darin zu sehen, daß mit der zunehmenden Resorptionskapazität des Pansens dem Organismus steigende Mengen an energielieferenden Fettsäuren zugeführt werden. Zugleich werden negative Auswirkungen, die aus dem Abfluß größerer Säuremengen in den Labmagen und Darm erwachsen könnten, verhindert. Eine weitere Beziehung zum Energiestoffwechsel ergibt sich über die Beeinflussung der Futteraufnahme: So ist seit langem bekannt, daß Rinder den Futterverzehr unterbrechen (" Off feed "), wenn der pH-Wert des Panseninhaltes zu tief sinkt.

III. EIGENE UNTERSUCHUNGEN

1. MATERIAL und METHODE

a) Untersuchte Tiere sowie ihre Haltung und Fütterung

Für eine erste Untersuchungsreihe dienten zwei trockenstehende, nicht tragende Kühe der Rasse Deutsche Schwarzbunte, die zu Beginn ein Alter von 7 Jahren hatten (Gruppe 1). Diese Tiere wurden in der II. Medizinischen Tierklinik der Universität München auf einem Mittellangstand mit Kettenanbindung gehalten.

Für eine 2. Untersuchungsreihe standen zwei trächtige Hochleistungskühe der Rasse Israeli - Holstein - Friesian im Alter von 7 Jahren (Gruppe 2) zur Verfügung. Diese Tiere gingen während der 7 - 8 wöchigen Trockenstehzeit zusammen mit der Herde in einem Freilaufstall des Kibbuz Yfath (Israel). Eine Woche vor dem zu erwartenden Kalbetermin wurden die Kühe in Einzelboxen aufgestellt. Post partum kamen sie wieder in die Herde im Freilaufstall.

Sämtliche Kühe beider Gruppen waren vor Beginn der Untersuchungen mit einer Pansenfistel versehen worden.

Die Kühe der Gruppe 1 durchliefen drei Fütterungsperioden, in denen sie Rationen mit unterschiedlichem Energiegehalt erhielten:

- A Periode : energiereiche Futterrationen (Heu, Getreide- und Sojaschrot)
- B Periode : energiearme Futterrationen (Heu von mittlerer Qualität)
- C Periode : energiereiche Futterrationen (Heu, Getreide- und Sojaschrot)

Während der letzten 15 Tage der A Periode betrug die durchschnittliche tägliche Nährstoffaufnahme bei Kuh I 9,2 kg Kraftfutter und 5 kg Heu , bei Kuh II 11 kg Kraftfutter und 5 kg Heu (Tab. 1).

Die Kraftfuttermischung (Kf) bestand aus 5 % Sojaschrot, 31,6 % Haferschrot, 31,6 % Gerstenschrot und 31,6 % Weizenschrot. Bezogen auf 1 kg Kraftfutter betrug die Zusammensetzung :

Trockensubstanz (TS) :	0,869	
Rohfaser (RF):	0,063	pro kg Trockensubstanz
Verdauliches Protein (VP):	0,119	pro kg Trockensubstanz
Stärkeeinheiten (STE) :	806	

Tab.1 Durchschnittliches Nährstoffangebot für Kuh I und II während der Fütterungsperiode A

Ration A			TS	RF	VP	StE	RF/ TS (%)
Kuh I	Heu	5 kg	4,359	1,4	0,261	1653,1	
	Kf	9,2 kg	7,994	0,506	0,951	6449,4	
			12,353	1,906	1,212	8102,5	15,43 %
Kuh II	Heu	5 kg	4,359	1,4	0,261	1653,1	
	Kf	11 kg	9,559	0,605	1,137	7711,2	
			13,918	2,005	1,398	9364,3	14,41 %

TS = Trockensubstanz

StE = Störkeeinheiten

VP = verdauliches Protein

RF = Rohfaser

Zusätzlich wurden wöchentlich mehrfach 100 - 150 g Mineralstoffmischung angeboten. Die Fütterung der Kühe erfolgte regelmäßig zweimal am Tag: um 6 Uhr und um 15 Uhr.

Während der B - Periode wurde der Energiegehalt der Futterrationen drastisch reduziert. Der tägliche Futterverzehr betrug bei Kuh I und II im Durchschnitt 5,5 kg Heu und 6 kg Stroh (Tab. 2) .

Tab. 2 Durchschnittliches Nährstoffangebot für Kuh I und II während der Fütterungsperiode B

Ration B	TS	RF	VP	StE	RF / TS%
5,5 kg Heu	4,79	1,531	0,287	1820	
6,0 kg Stroh	5,10	2,219	0,036	867	
	9,89	3,750	0,323	2687	37,3 %

TS = Trockensubstanz

VP = verdauliches Protein

RF = Rohfaser

StE = Stärkeeinheiten

Zusätzlich wurden wöchentlich ebenfalls mehrfach 100 - 150 g Mineralstoffmischung angeboten. Die Fütterung der Kühe erfolgte regelmäßig zweimal am Tag: um 6 Uhr und um 15 Uhr.

Während der C Periode wurde den Kühen I und II täglich durchschnittlich 4 kg Kraftfutter und 4 kg Heu angeboten (Tab. 3). Die Zusammensetzung dieser energiereichen Ration entspricht der Energiekonzentration der Futtermischung während der A Periode.

Tab. 3 Durchschnittliches Nährstoffangebot für Kuh I und II während der Fütterungsperiode C

Ration C	TS	RF	VP	StE	RF/TS %
4 kg Kf	3,47	0,218	0,413	2804	
4 kg Heu	3,48	1,113	0,208	1323	
	6,95	1,331	0,621	4127	19,14

TS = Trockensubstanz

VP = verdauliches Protein

RF = Rohfaser

StE = Stärkeeinheiten

Zusätzlich wurden wöchentlich ebenfalls mehrfach 100 - 150 g Mineralstoffmischung angeboten. Die Fütterung der Kühe erfolgte regelmäßig zweimal am Tag : um 6 Uhr und um 15 Uhr.

Die Dauer der drei Fütterungsperioden war bei den Kühen der Gruppe 1 unterschiedlich (Abb. 1 und 2) :



Abb.1 Dauer der Verabreichung energiereicher (A und C) und energiearmer (B) Futterrationen bei Kuh I

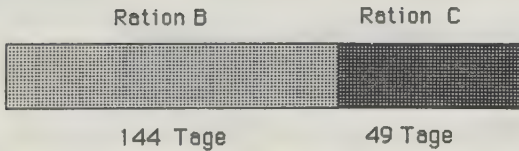


Abb. 2 Dauer der Verabreichung energiearmer (B) und energiereicher (C) Futterrationen bei Kuh II

Bei den beiden Kühen der Gruppe 2 lassen sich die folgenden Fütterungsperioden unterscheiden:

Die Versuchstiere der Gruppe 2 wurden 60 Tage ante partum für einen Zeitraum von 55 Tagen (Kuh 1) bzw. von 53 Tagen (Kuh 2) von energiereichem Leistungsfutter auf energiearmes " Trockenstehfutter " umgestellt (B-Periode). 5 Tage (Kuh 1) bzw. 7Tage (Kuh 2) vor dem errechneten Kalbungstermin erfolgte Umstellung der Futterrationen auf energiereiches Leistungsfutter. Diese Hochleistungsration wurde den Kühen bis Versuchsende (6 - 7 Wochen) post partum angeboten (A - Periode) (Abb. 3).

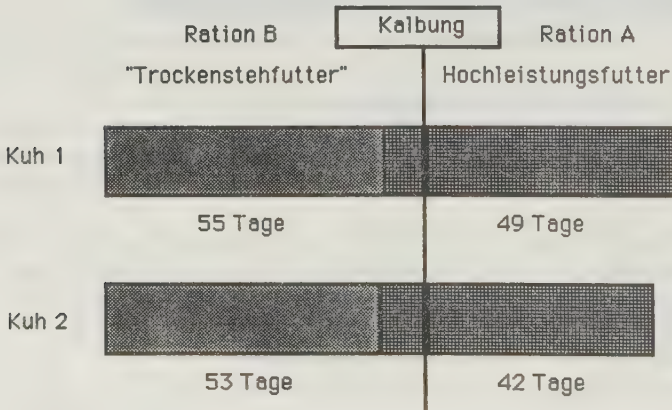


Abb. 3 Dauer der energiearmen " Trockenstehfütterung " (B) und der energiereichen Leistungsfütterung (A) bei Kuh 1 und 2

Die " Trockenstehration " B setzte sich zusammen aus:

- 47,5 % Grassilage
- 47,5 % Körnermais (getrocknet)
- 5,0 % Kleie

Die Hochleistungsration A enthielt:

30,0 % Gerste
 39,8 % Körnermais (getrocknet)
 30,2 % Grassilage

Die Trockensubstanz-, Protein-, Energie- und Rohfasergehalte der jeweiligen Rationen sind in der nachfolgenden Tabelle 4 zusammengestellt.

Fütterungsperiode	Trockensubstanz	Roh Protein	MJ	Rohfaser
B " Trockensteh- futter "	10 kg	1,0 kg	61, 5	2,5
A Hochleistungs- futter	21,5 kg	4,0 kg	162,2	3,4

Es muß bei der Beurteilung der aufgenommenen täglichen Futterrationen bedacht werden, daß die Tiere nach Umstellung von energiearmem " Trockenstehfutter " auf Hochleistungsfutter nicht sogleich die gesamte angebotene Ration aufnehmen, sondern das Futter während der ersten 2 - 3 Wochen in von Tag zu Tag steigenden Mengen verzehrten.

b) Technik der Entnahme von Pansenzotten

Die Probenentnahme der Schleimhautareale erfolgte durch die Pansenfistel aus drei unterschiedlichen Regionen des Pansensacks (Abb 4) :

- 1.) Ventrocranial des ventralen Pansensackes (1)
- 2.) Dorscaudal des ventrales Endblindsackes (2)
- 3.) Ventrocaudal des dorsalen Endblindsackes (3)

Einblick in die rechte innere Pansenhälfte

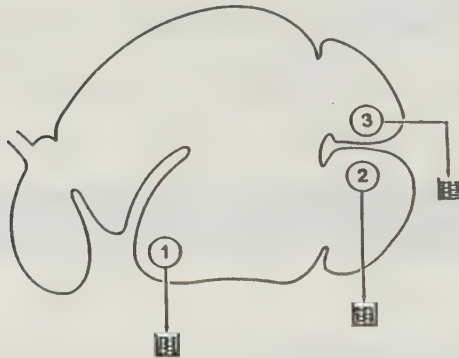
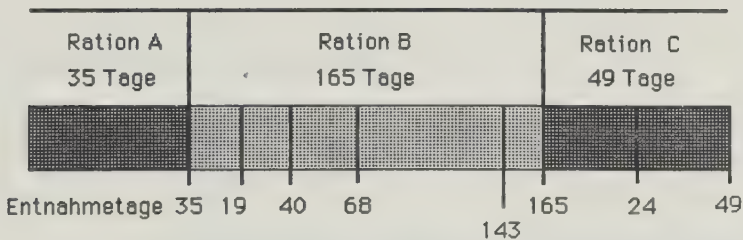


Abb.4 Pansenregionen (1 - 3), aus denen Schleimhautareale in einer Größe von ca. 2 cm² operativ entnommen wurden.

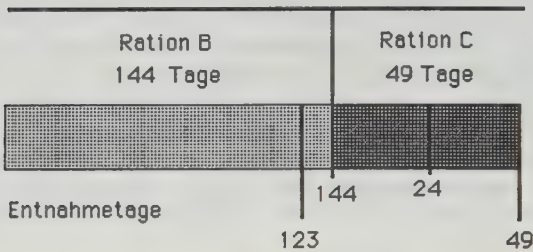
Vor der Probengewinnung wurde der Inhalt des Pansens (Futter und Pansen- saft) manuell entleert und in einem Behälter gesammelt. Anschließend wurde die Pansen- schleimhaut mit lauwarmen Wasser gespült und gesäubert. Damit war es möglich, eine visuelle Beurteilung der inneren Pansen- oberfläche hinsichtlich möglicherweise vorhandener krankhafter Prozesse wie hyperkeratotischer, parakeratotischer oder entzündlicher Prozesse vorzunehmen. Auch konnte eine allgemeine Bewertung der Größe der Pansen- zotten, deren Verteilung und Dichte und deren Konsistenz durchgeführt werden.

Die Probengewinnung erfolgte durch Exzision mittels Skalpel. Dabei wurde eine ca. 2 cm² große Schleimhautprobe entnommen, die sämtliche Schichten der Tunica mucosa und der Tunica submukosa umfaßte. Damit war die Möglichkeit gegeben, zusammenhängende Gewebsflächen zu untersuchen. Nachfolgende Probenentnahmen wurden stets in unmittelbarer Nähe früherer Entnahmestellen durchgeführt, wodurch gewährleistet war, daß der Verlauf struktureller Umbauvorgänge kontinuierlich an ein und derselben Lokalisation verglichen werden konnte. Der bei der Biopsie gesetzte Schleimhautdefekt wurde jeweils mit einem Catgut-Heft verschlossen. Danach wurde der entnommene Panseninhalt wieder vollständig in den Pansensack reponiert.

Der jeweilige Zeitpunkt der Pansenschleimhautentnahme bei den Tieren beider Versuchsgruppen wird in den Abb. 5 - 8 dargestellt.



Tab.5 Versuchsdauer bei Kuh I nach Fütterung energiereicher (A und C) und energiearmer (B) Rationen (Gruppe I). Die Ziffern geben den Zeitpunkt der jeweiligen Probenentnahme für die morphologischen Untersuchungen wieder (Entnahmetage) .



Tab. 6 Versuchsdauer bei Kuh II nach Fütterung energiearmer (B) und energiereicher (C) Rationen (Gruppe 1). Die Ziffern geben den Zeitpunkt der jeweiligen Probenentnahme für die morphologischen Untersuchungen wieder (Entnahmetage).

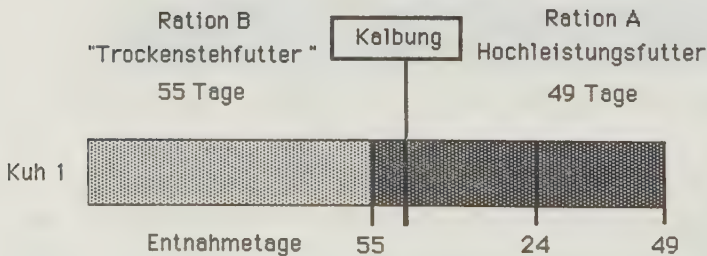


Abb. 7 Versuchsdauer bei Kuh 1 nach Fütterung energiearmer " Trockenfütterrationen " (B) und energiereicher Hochleistungsrationen (A) (Gruppe 2). Die Ziffern geben den Zeitpunkt der jeweiligen Probenentnahme für die morphologischen Untersuchungen wieder (Entnahmetage).

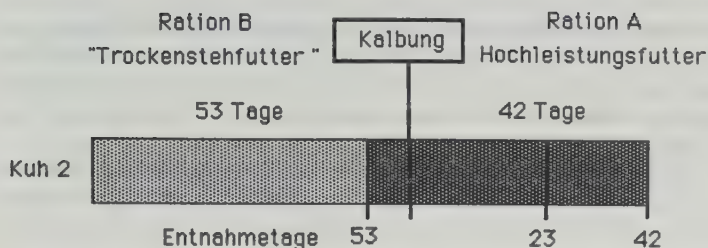


Abb. 8 Versuchsdauer bei Kuh 2 nach Fütterung energiearmer " Trockenfütterationen " (B) und energiereicher Hochleistungsrationen (A) (Gruppe 2). Die Ziffern geben den Zeitpunkt der jeweiligen Probenentnahme für die morphologischen Untersuchungen wieder (Entnahmetage).

c) Bearbeitung der Pansenzotten

Die für die makroskopischen und histologischen Untersuchungen gewonnenen Schleimhautproben (s.o.) wurden sofort nach Entnahme durch Spülen in Na-Cacodylat-Puffer (pH-Wert 7,3) von größeren Futterbestandteilen befreit. Anschließend erfolgte für die Dauer von 6 Std. die Gewebefixation in einer 6% igen Glutaraldehyd-Lösung (0,1 M Na-Cacodylat-Puffer, pH - Wert 7,3; 350 mosmol, bei 4 ° C). Die Organproben wurden sodann bis zur makroskopischen Beurteilung in einer Waschlösung (Na-Cacodylat-Puffer mit Saccharosezusatz, pH-Wert 7,3) gelagert.

d) Makroskopisch-anatomische Beurteilung der Pansenzotten

Die exziierten Schleimhautstücke wiesen durchschnittlich eine zusammenhängende Fläche von 2 cm ² auf . Dadurch war es möglich eine in - situ Bestimmung der Größe, der Anordnung und der Dichte einzelner Pansenzotten vorzunehmen. Darüberhinaus konnte eine quantitative Zuordnung der Pansenzotten aus den verschiedenen Entnahmezonen zu bestimmten Grundformen von Pansenzotten (Typisierung) vorgenommen werden . Im einzelnen erfolgte die Beurteilung der Pansenzotten nach Größe, Breite, und Form .

Die Messungen an Pansenzotten wurden in situ im Hellfeld einer Stereolupe mit Hilfe eines geeichten Meßstabes vorgenommen. Die Meßwerte für die Zottenlänge wurden tabellarisch in mm geordnet und in Stufen zu 2 mm klassifiziert. Die Messung der Zottenbreite erfolgte an der breitesten und an der schmalsten Stelle der Zotte, ebenfalls in mm. Diese Werte werden in den nachfolgenden Tabellen getrennt aufgeführt.

Um die Genauigkeit und die Vergleichbarkeit der Meßergebnisse zu gewährleisten, wurden sämtliche makroskopisch - morphometrischen Untersuchungen bei einer einheitlichen Stereolupenvergrößerung von 12 fach durchgeführt.

Zur Festlegung der Zottentypen diente die von SCHNORR und VOLLMERHAUS (1967) beschriebene Klassifikation. Im einzelnen wurde diese Einteilung jedoch auf wesentliche Unterscheidungsmerkmale beschränkt.

Die Zotten wurden nach Ermittlung der Längenwerte in 4 Gruppen eingeteilt; zusätzlich fand die Zottenform Eingang in das Gruppenschema. Danach ergibt sich nachfolgende Untergliederung; in den Tabellen werden die entsprechenden Schlüsselzahlen 1 - 4 verwendet :

- 1 = fingerförmige Zotten
- 2 = zungenförmige Zotten
- 3 = löffelförmige Zotten
- 4 = knospenförmige Zotten (Zottenanlagen)

Geeignete Organproben wurden in toto und Einzelzotten nach Isolation fotografisch im Hellfeld und im Durchlicht dokumentiert.

e) Histologische Präparation der entnommenen Pansenschleimhautproben

Die histologische Bearbeitung der Pansenzotten wurde erst nach der makroskopischen Beurteilung vorgenommen. Hierfür wurden geeignete Zotten präparatorisch tief an ihrer Basis von der Tunica submucosa getrennt und einzeln für die lichtmikroskopische Untersuchung weiterbearbeitet: Nach Entwässerung in einer aufsteigenden Alkoholreihe und Weiterbehandlung in Isopropylalkohol sowie in Methylbenzoat erfolgte die Einbettung in Parablast. Aus den Gewebeblöcken wurden Schnitte von einer durchschnittlichen Dicke von 4 μ m hergestellt und mit Hämatoxylin-Eosin (H.E.) routinemäßig gefärbt. Insgesamt wurden mehr als 40000 histologische Schnitte angefertigt und ausgewertet.

Der Verlauf der Schnittrichtung durch die Pansenzotten war- entsprechend den histologischen Fragestellungen - unterschiedlich. So wurden aus dem größten Teil der Organproben Serienschnitte durch die Sagittalebene, aus ausgewählten Einzelzotten aber Serienschnitte durch die Frontalebene hergestellt (Abb. 9) . Hierzu wurden die selektierten Proben vor der Entwässerung zwischen zwei engliegende Kunststoffnetze gelegt und stabilisiert. Dadurch konnte während der nachfolgenden aufsteigenden Dehydrierung der Zotten eine weitgehend plane Oberfläche erhalten bleiben.

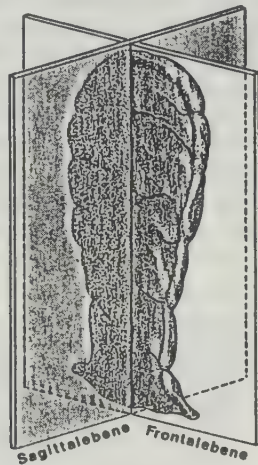


Abb.9 Schematische Darstellung der histologischen Schnittrichtung durch isolierte Pansenzotten

f) Auswertung der histologischen Schnittpräparate

Die Auswertung der histologischen Sagittal- und Frontalschnitte erfolgte in allen Fällen nach einem gemeinsamen Beurteilungsschema: Danach wurde an der Lamina epithelialis mucosae die freie Zottenoberfläche, die Epithelstruktur (Höhe, Dichte und Form von Zellen der einzelnen Epithelschichten, Mitosen) sowie die Ausbildung der basalen Epithelzapfen bewertet. Die Lamina propria mucosae wurde nach dem Entwicklungsgrad des Bindegewebes, der Ausbildung der Gefäße und nach dem Auftreten besonderer Einschlüsse beurteilt. Insbesondere galt das Augenmerk der Differenzierung des Papillarkörpers. Der Grad der Faserdichte sowie die Anordnung und Verlauf des kollagenen Bindegewebes im Zottenstroma wurden mit Hilfe eines Polarisationsmikroskopes analysiert und z.T. photographisch dokumentiert.

2. ERGEBNISSE

a) Ergebnisse der makroskopisch-anatomischen Untersuchungen an Pansenzotten nicht laktierender, nicht trächtiger Kühe der Gruppe 1

Fütterungsabhängige Veränderungen bei Kuh I

Am Ende der mehrwöchigen Fütterung mit energiereichem Kraftfutter (Periode A , 35. Tag) war die innere Pansenoberfläche in allen drei untersuchten Regionen von einer großen Anzahl dicht gestellter Zotten besetzt. Zu diesem Zeitpunkt zeigte diese Kuh Veränderungen wie bei chronisch-latenter Pansenazidose: die innere Pansenoberfläche wies z. Zt. der Probenentnahme stellenweise verklebte Zottenareale auf.

Die Pansenzotten bildeten eine makroskopisch homogene und in sich geschlossene innere Wandauskleidung. Verdeckt von größeren Zotten trat in der Tiefe zusätzlich eine Vielzahl kleinerer Nebenzotten auf.

Bezogen auf die durch Biopsie gewonnene Schleimhautfläche konnten im ventralen Pansensack cranial bis zu 36 Zotten / cm^2 angetroffen werden, sie unterschieden sich deutlich in Form und Größe (Tab. 5) . Das Zottenbild wurde durch die zungenförmigen Formen (2) geprägt, die beinahe 3/4 der Zotten repräsentierten. Unter diesen Zotten dieser Gruppe bestanden Längenunterschiede von 1 - 8 mm. Daneben fielen löffelförmige Zotten (Länge 6 mm) auf; fingerförmig gestaltete Zotten (Form 1) waren ebenfalls vorhanden, hatten während dieser Fütterungsperiode aber nur eine Länge von 3 mm (Abb. 10) . Die Oberflächen der verschiedenen Zotten erschienen an ihren Rändern weitgehend glatt, an ihren breiten Flächen fein gefaltet.

Sämtlichen Tabellen der Ergebnisse der morphometerischen Untersuchungen sowie den Übersichten über die Zottenformen liegen einheitliche Bewertungsmaßstäbe zugrunde:

Die Form der Zotten wird mit einer Bewertungszahl ausgedrückt (s. Material u. Methode), die Zottenbreite ist jeweils in mm an der breitesten und an der schmalsten Stelle gemessen (s. Material u. Methode),

Σ Zottentyp / cm^2 gibt die Summe sämtlicher Zottenformen pro cm^2 wieder, Σ Zotten / cm^2 die Summe sämtlicher Zotten pro cm^2 und % die Häufigkeit der verschiedenen Zottenformen pro cm^2 .

Futterrations- A	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage	1	3	1/1	6		16,6
	2	8	3/2	8		22,2
	2	5	2/2	8	36	22,2
	2	1-1,5	1/1	10		27,7
	3	6	4/2	4		11,1

Tab. 5 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh I in Versuch 1, ventrocranial im ventralen Pansensack (1) am Ende der energiereichen Fütterungsperiode (A)

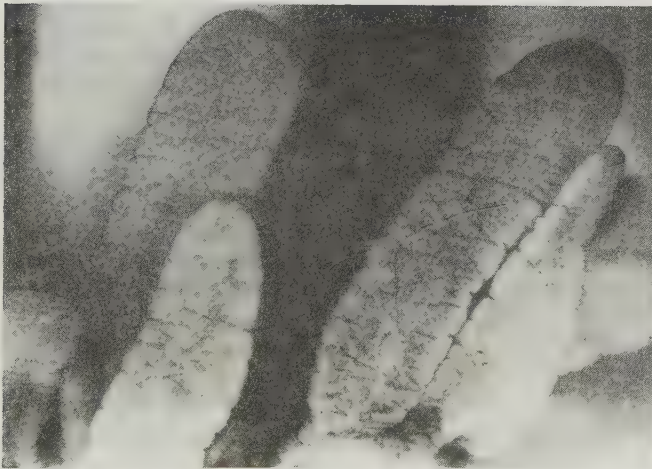


Abb. 10 Pansenzotten aus der ventrocranialen Region des ventralen Pansensackes von Kuh I (Gruppe 1) am Ende der energiereichen Fütterungsperiode A (35. Tag) (Verg. x 30)

Im Dach des ventralen Endblindsackes der Entnahmezone 2 lag ein heterogener Zottenbesatz vor, der vornehmlich durch zungen- bzw. löffelförmige Zotten (Form 2 und 3) gekennzeichnet war. Beinahe 3/4 der Zotten erreichte eine Länge von 6 - 7 mm, ihre Dichte war im Vergleich zu der in Region1 deutlich geringer (21 Zotten / cm²) (Tab. 6). Darüberhinaus traten auch hier in der Tiefe kleinere Nebenzotten auf. Diese waren kurz, schmal und fingerförmig. Von besonderer Bedeutung erscheint die Tatsache, daß diese kleineren Zotten beinahe 1/5 der ruminalen Schleimhaut dieser Region darstellten.

Futterrations- A	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 35	1	4	1/2	4		19,0
	1	2	1	2	21	9,5
	2	6	3/3	8		38,1
	3	7	5/3	7		33,3

Tab. 6 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh I in Versuch 1, dorsocaudal im ventralen Pansensack (2) während der energiereichen Fütterungsperiode (A)

Am Boden des dorsalen Endblindsackes waren längliche, fingerförmige Zotten der Form 1 vorherrschend (ca. 80 % der Zotten) . Sie bedeckten den weitaus größten Teil der Fläche, ihrer Länge (3 - 7 mm) war verschieden. Die breit abgerundeten Zotten der Form 2 waren auffallend rund (Tab. 7) .

Futtermation A	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage	1	7	2	7		29,1
	1	5	2/1	5	24	20,8
35	1	3	1/1	7		29,1
	2	7	2	5		20,8

Tab.7 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh I in Versuch 1, ventrocaudal im dorsalen Pansensack (3) während der energiereichen Fütterungsperiode (A)

Nach Umstellung der Fütterung auf energiearme Rationen während der Periode B konnten in allen Entnahmезonen (1 - 3) Rückbildungsvorgänge beobachtet werden, die sich in einer allmählichen Verkürzung der Zottenlänge und in einer Abnahme der Zottendichte ausdrückten (Tab. 8-10). Zusätzlich waren auffallend kleine , schmale Zotten festzustellen (Abb. 11) .

In der ventrocranialen Region des ventralen Pansensackes traten noch 19 Tage nach Futterumstellung Zotten der Form 1 und 2 auf, die bei einer Länge von 8 - 10 mm über 80% dieser Zone (1) bedecken. In der Tiefe lagen Nebenzotten (3 - 4 mm) . Im Verlauf der relativ langen Periode energiearmer Fütterung wurden die Pansenzotten immer kürzer (Tab. 8) und hatten nach 40 Tagen mehrheitlich eine Länge von nur noch 3 - 4 mm. Dieser Zustand blieb bis zum Ende dieser Fütterungsperiode im wesentlichen erhalten. Nach 68 Versuchstagen zeigten die Zotten auffallend heterogene Formen.

Am Ende dieser (energiearmen) Fütterungsperiode (B) war der Anteil fingerförmiger Zotten mit einer Länge von 6 mm auf 40 % gesunken. Zu diesem Zeitpunkt bestimmten Zotten von lanzettartig-fingerförmigem und löffelförmigem Aussehen das innerere Pansenprofil. Sie waren überwiegend kurz (2 - 4 mm) und repräsentierten 60 % der inneren Oberfläche. Zusätzlich konnten narbenähnliche Erhebungen von ovaler oder länglicher Form beobachtet werden (Form 4).



Abb.11 Pansenzotten aus der ventrocranialen Region des ventralen Pansensackes von Kuh I nach 19 tägiger Applikation energiearmer Rationen (Periode B) (Vergr. x 25).

Futterrations- B	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 19	1	8	2/1,5	10		45,4
	1	3	2/2	1	22	4,5
	2	10	3/1,5	8		36,3
	2	4	2/1	3		13,6
40	1	4	2/1	10		50
	3	4	3/2	10	20	50
68	1	4	2/1,5	5		20,8
	2	4	2	8	24	33,3
	3	3-4	2/1,5	9		37,5
	4	0,5	0,5	2		8,3
143	1	4-5	1/2	5		21,7
	2	5	3/2	10	23	43,4
	2	1-2	1,5/1	5		21,7
	4	0,5	0,5	3		13,0
165	1	6	2	8		40,0
	1	2	1/1	2	20	10,0
	3	4	2/1	7		35,0
	4	1	1	3		15,0

Tab.8 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh I in Versuch 1, ventrocranial im ventralen Pansensack (1) während der energiearmen Fütterungsperiode (B)

Die Reduktion der Zottenlänge wurde von einer auffälligen Abnahme der Zottendichte begleitet. Nach 165 Tagen konnten nur noch 20 Zotten / cm² gezählt werden.

Neben der Zottenform änderte sich während dieser Fütterungsperiode auch das Oberflächenprofil der einzelnen Zotten erheblich. Erschienen die Zottenränder anfangs noch relativ glatt und ihre breiten Flächen nur geringgradig gefaltet, so traten im weiteren Verlauf zunehmend Längs- und Quers-falten auf.

Dieser Vorgang setzte bereits am 40. Versuchstag ein, und zwar mit der Ausbildung gezahnter Ränder und schräg-stufenweise verlaufender Zotten-falten. Mit fortschreitender Versuchsdauer waren an den Zottenrändern auffällig gezahnte Kerben zu beobachten, die stellenweise zu bizarren Zottenformen führten. Das Aussehen der Zottenoberfläche kann man als "ziehharmonika-ähnlich" bezeichnen. Diese Zotten waren an ihren freien Enden oftmals spitzwinklig verjüngt und an ihrer Basis pyramidenförmig verbreitert. Diese Ausbildung von Zottenfalten und -kerben kann stellenweise zu einem stumpfen Ablösen (Abbrechen) peripherer Zottenabschnitte führen. Diese Zotten erschienen "brüchig" und ließen sich mechanisch sehr leicht in kleinere Fragmente trennen. Häufig waren in Nähe dieser Zotten flache Zottenstümpfe zu beobachten (Abb. 12 und 13) .

Neben den normal entwickelten Pansenzotten (durchschnittliche Länge 4 - 5 mm , Breite 2 - 3 mm) traten mit zunehmender Versuchsdauer an der Zottenbasis kurze, fingerförmige bis zungenartige Zotten auf, die eine Länge x Breite von nur 1 x 2 mm erreichten.

In zottenarmen Schleimhautabschnitten wurden zahlreiche knospenartige Erhebungen und kurze, fingerförmige Zotten mit an der Spitze glatt strukturierten Oberflächen sichtbar, die oftmals in unmittelbarer Nachbarschaft zu differenzierten Zotten lokalisiert waren (Abb. 14) .

Grundsätzlich ähnliche strukturelle Anpassungsvorgänge der Pansenzotten an das Futterregime der Ration B konnten auch im ventrocaudalen und im dorsalen Endblindsack beobachtet werden. Grad und Umfang der allmählichen Ruchbildungsvorgänge erschienen jedoch in diesen Abschnitten der Pansenwand nicht so ausgeprägt (Tab. 9 und 10) .

Auffällig bleibt die Tatsache, daß in beiden Zonen die Dichte der Zotte pro cm² abnahm, so daß auch hier zwischen längeren Haupt - und kleineren Nebenzotten zottenfreie Schleimhautbezirke lagen.



Abb. 12 Isolierte Pansenzotten aus der ventrocranialen Region des ventralen Pansensackes nach 143 tägiger Fütterung energiearmer Rationen mit auffälliger Falten- und Kerbenbildung (Versuch 1 - Kuh I) (Vergr. x 50)



Abb.13 Pansenzotten am Ende der energiearmen Fütterungsperiode:
Abbrechen der Zottenspitzen innerhalb der Zottenfalten- und
kerben (Versuch 1 - Kuh I) (Vergr. x 50)

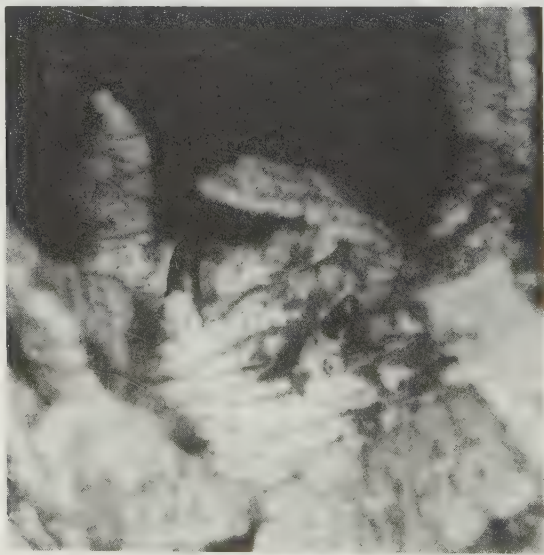


Abb.14 Knospenartige Zotten am Ende der energiearmen Fütterungs-
periode (Versuch 1 - Kuh I) (Vergr. x 30)

Fütterration B	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp / cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 19	1	7	1/1,5	16	30	53,3
	1	4	1	1		3,3
	1-2	1-2	1	4		13,3
	2	6	1,5/5	9		29,9
40	1	6	2	8	32	25,0
	1	1,5	1	6		18,7
	2	5	3/3	9		28,2
	3	3	2	9		28,2
68	1	8	3	11	35	31,4
	1	4	2	9		25,7
	2	7	3	6		17,1
	2	3	2	9		25,7
143	1	7	1,5/2	6	22	27,2
	1	2	1	3		13,6
	1	2	1	3		13,6
	2	7	2/1,5	10		45,4
165	1	5	1,5/2	5	23	21,7
	1	2	1	3		13,0
	2	7	2	8		34,7
	2	5	2	7		30,4

Tab. 9 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh I in Versuch 1 dorsocaudal im ventralen Pansensack (2) während der energiearmen Fütterungsperiode (B)

Die Zotten der ventrocaudalen Pansenregion bildeten erst im letzten Drittel des Untersuchungszeitraumes flache Furchen und Querrinnen; zu Versuchsende (165. Tag) wiesen sie eine deutliche Oberflächenriffelung mit partieller Fragmentierung auf. Auch hier waren dann neben verkürzten Hauptzotten Zottenstümpfe und auffallend große zottenfreie Schleimhautbezirke .

Das ruminale Zottenprofil der Region 3 des dorsalen Endblindsackes (Tab. 10) war 19 Tage nach Futterumstellung in sich dicht geschlossen und enthielt in der Überzahl mittellange Zotten (4 - 6 mm) der Zottenformen 1 und 2. Ab dem 40. Untersuchungstag zeigten sich große Unterschiede in der Zottenlänge (Länge von 3 - 7 mm). Nach zweimonatiger Dauer setzte eine Reduktion der Zottenlänge ein, begleitet von einer erheblichen Abnahme der Zottendichte pro cm^2 . Zu Versuchsende wies diese Pansenregion einen extrem geringen Zottenbesatz (21 Zotten pro cm^2) auf . Auch in dieser Region traten an mittellangen bis kurzen Zotten auffällige Querfalten auf der Oberfläche auf. Die freien Ränder erschienen dann gezahnt und mit Kerben besetzt. Die Mehrzahl der Zotten war brüchig.

Nach Umstellung der Fütterung auf energiereiche Rationen (Periode C) setzten innerhalb der ersten 24 Tage in allen Wandabschnitten proliferative Umbauvorgänge ein, die mit Größenzunahme einzelner Zotten einhergingen (Abb. 15) . Gleichzeitig nahm die Dichte des Zottenbesatzes pro cm^2 wieder deutlich zu (Tab. 11- 13) .

In Region 1 (ventrocranialer Pansensack) wuchsen die Zotten der Form 1 sprunghaft zu einer Länge von 13 mm an, auch ihre Zahl nahm deutlich zu. Gleichzeitig proliferierten Zotten der Form 2 und 3 auf eine Länge von 12 bzw. 15 mm. Somit erschien die Pansenauskleidungsfläche bereits kurze Zeit nach Umstellung auf energiereiche Rationen auf mehr als $\frac{3}{4}$ ihrer Fläche mit verlängerten Zotten besetzt.

Dieses hohe Schleimhautniveau blieb bis zum 49. Tag der Futterumstellung grundsätzlich erhalten, doch trat dann eine geringfügige Verkürzung der Zotten auf etwa 8 - 10 mm ein. Die Zotten wurden jedoch an ihren freien Rändern vorwiegend abgerundet. Die Anzahl kleinerer Zotten von einer Länge von 3 - 4 mm war gering.

Fütterration B	Form	Länge mm	Breite mm	Σ	Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 19	1	6	1/1	15			57,9
	1	4	1/1	3			11,5
	2	6	2/1	1		26	3,8
	2	4	1/1	7			26,9
40	1	7	2/2	12			54,5
	1	3	1/1	4		22	18,2
	2	7	3/2	3			13,6
	2	5	3/2	3			13,6
68	1	5	1	5			26,3
	1	3	1	2		19	10,5
	2	5	1	2			10,5
	3	6-8	1-1,5	10			52,6
143	1	6	1-1,5	16			57,1
	1	2	1	8		28	28,5
	2	4	2/2	4			14,3
165	1	4-5	2/1	6			28,5
	1	2	1	2			9,5
	2	4-6	3/2	6		21	28,5
	2	3-4	3/2	4			19,0
	4	0,5	0,5	3			14,3

Tab.10 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh I in Versuch 1, ventrocaudal im dorsalen Pansensack (3) während der energiearmen Fütterungsperiode (B)

Fütterration C	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 24	1	13	2	9		42,8
	1	3	2	3		14,2
	2	12	2	6	21	28,5
	3	13-15	3/2	3		14,2
49	1	3	2/1	2		7,1
	2	4	4/2	6	28	21,4
	3	10	4/2	6		35,7
	3	8	4/3	10		35,7

Tab.11 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh I in Versuch 1, ventrocranial im ventralen Pansensack (1) während der energiereichen Fütterungsperiode (C)

In den caudalen Wandabschnitten des ventralen Pansenendblindsackes (Zone 2) zeigte sich ein ähnliches Zottenprofil wie in der cranialen Zone 1 beschrieben. Die Zotten proliferierten bereits bis zum 24. Tage nach Futterumstellung zu einer vorwiegend abgerundeten Form, sie waren auffallend lang (10 - 15 mm) und besetzten über 60 % der Panseninnenfläche. Nach 49 Versuchstagen reduzierte sich der Anteil extrem langer Zotte auch in diesem ruminalen Wandabschnitt geringfügig. Zwischen langen Hauptzotten traten nach Futterumstellung noch bis zu 20 % bzw. 22 % in der Tiefe gelegene kleinere zungenförmige Nebenzotten in einer Länge von 2 - 3 mm auf (Tab. 12) .

Die freien Ränder sämtlicher Zotten waren überwiegend glatt, Einkerbungen fehlten weitgehend. Auch wiesen die Seitenflächen der Zotten keinerlei auffällige Riffelungen oder Furchen auf.

Futterrations- C	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 24	1	6	2	5	30	16,6
	2	3	1	6		20,0
	2	10	2	6		20,0
	3	15	4/3	13		43,3
49	1	2	1	7	31	22,5
	1	8	2	5		16,1
	2	10	2	15		48,3
	3	15	4/3	4		12,9

Tab.12 Morphometrische Ergebnisse und Form der Pansenzotten aus Versuch 1- Kuh I, dorsocaudal im ventralen Pansensack (2) während der energiereichen Fütterungsperiode (C)

In der ventralen Region des dorsalen Pansensackes (Zone 3) vollzogen sich im gleichen Zeitraum nach Futterumstellung vergleichbar ähnliche Umbauvorgänge (Tab. 13). Bereits 24 Tage nach Fütterung energiereicher Rationen stieg die Länge der Zotten sprunghaft an (10 - 13 mm) , sie standen sehr eng und repräsentierten eine Gesamtzahl von über 80% der Zotten. Mit zunehmender Applikationsdauer nahm auch die Dichte der Zotte allmählich zu. Die innere Pansenoberfläche wies ein geschlossenes, homogenes Erscheinungsbild auf. Nur ein verschwindend kleiner Prozentsatz an Zotten blieb klein.

Die freien Ränder der Zotten waren weitgehend abgerundet, sie wiesen scharfe, glatte Konturen auf. Auch waren die Seitenflächen ohne erkennbare Falten- oder Rinnenbildung.

Futterrations- C	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm^2	Σ Zotten/ cm^2	%
Fütterungs- dauer / Tage 24	1	10	2/1,5	7		36,8
	1	3	1/1	2		10,5
	2	10-13	3/2	9	19	47,4
	3	7	5/1	1		5,2
49	1	15	4	10		45,4
	1	8	3/4	3		13,6
	2	15	4	3	22	13,6
	2	10	4	5		22,7
	3	5	5	1		4,5

Tab.13 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh I in Versuch 1, ventrocaudal im dorsalen Pansensack (3) während der energiereichen Fütterungsperiode (C)

Die Auswertung der morphometrischen Befunde läßt in allen 3 Pansenregionen eine gleichartige Beeinflussung der Zottenoberfläche in Abhängigkeit vom Energiegehalt der Futterrationen erkennen.

Danach nahm der Oberflächenindex der Zotten pro cm^2 (errechnet aus Länge x Breite x Anzahl sämtlicher Zotten / $\text{cm}^2 \times 2$) nach Änderung der Fütterung von energiereicher auf energiearme Rationen in den Pansenregionen 2 und 3 bereits nach 19 Tagen um etwa die Hälfte ab (- 45 % in Region 2, - 51% in Region 3). Im Pansenabschnitt 1 konnte nach 40 tägiger Applikation energiearmer Rationen eine Reduktion des Zotten Oberflächenindex um -109 % beobachtet werden. Während der gesamten Versuchsdauer von 165 Tagen trat in der Folge nur noch eine relativ geringe Verkleinerung der Zottenoberfläche / cm^2 auf

Nach Umstellung der Fütterung auf energiereiche Rationen vergrößerte sich die Zottenoberfläche / cm^2 sprunghaft (Abb. 15).

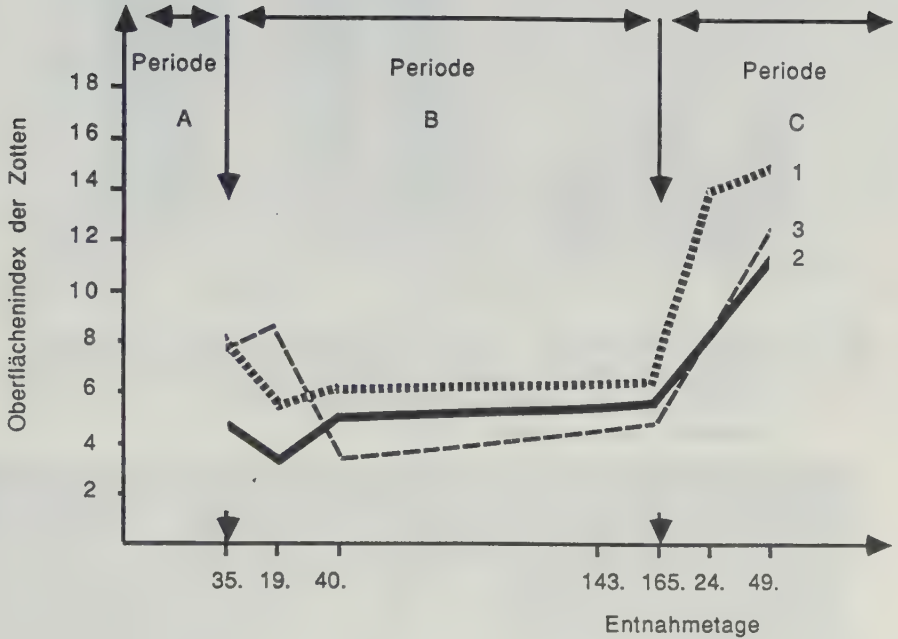


Abb. 15 Änderung des Oberflächenindex der Pansenzotten pro cm² bioptisch entnommener Pansenschleimhaut in den Entnahmezonen 1 - 3 am Ende der energiereichen (A) sowie im Verlauf der energiearmen (B) und der energiereichen (C) Fütterungsperioden (Gruppe 1, Kuh I).



Abb. 16 Isolierte Pansenzotten nach 165 tägiger Fütterung energiearmer (links) und nach 49 tägiger Applikation energiereicher Rationen (rechts) aus dem ventralen Pansensack der Region 1 (Gruppe 1, Kuh I) (Vergr. x 20)



Abb. 17 Schleimhautproben aus der Region 1 des ventralen Pansensackes nach 143 tägiger energiearmer Fütterung (links) und nach 24 tägiger (Mitte) bzw. 49 tägiger Fütterung (rechts) energiereicher Rationen (Gruppe 1, Kuh I) (Vergr. x 15)

Fütterungsabhängige Veränderungen bei Kuh II

Aus technischen Gründen konnten von diesem Tier nur gegen Ende einer mehrwöchigen energiearmen Fütterungsperiode (am 123. und 144. Tag) Proben gewonnen werden. Entsprechend den Entnahmedaten bei Kuh I, wurden Pansenzotten von Kuh II sodann nach 24 bzw. 49 tägiger Applikation energiereicher Futterrationen morphologisch untersucht.

Die strukturellen Adaptationsvorgänge während der energiearmen bzw. energiereichen Fütterungsperioden verliefen bei Kuh II grundsätzlich wie bei Kuh I beschrieben. Der Strukturwandel verlief jedoch auffallend langsamer und war weniger ausgeprägt.

Die ruminalen Zotten der cranioventralen Pansenwand (Region 1) waren gegen Ende der energiearmen Fütterung (B) in ihrer Länge reduziert. Sie waren überwiegend lanzettartig spitz, sie unterschieden sich vornehmlich in ihrer Länge (1 - 7 mm). Es dominierten mittellange bis lange Zotten dieser Form. Die Hauptzotten überdeckten in der Tiefe befindliche kleinere Nebenzotten der gleichen schmalen, lanzettartigen Form (Tab. 14). Kennzeichnend für diese Fütterungsperiode war auch bei Kuh II die auffallend geringe Dichte der Zotten mit nur 17 bzw. 15 Zotten pro cm^2 .

Auch die Zotten des caudoventralen Endblindsackes unterlagen nach Fütterung energiearmer Rationen Umbauvorgängen, insbesondere nahm die Zottendichte erheblich auf 17 bzw. 19 Zotten / cm^2 ab. Das Zottenprofil kennzeichneten langgezogene, lanzettartige Formen (58.8 % der Gesamtzotten), die in ihrer Länge (6 mm) in etwa denen von Kuh I entsprechen. Zusätzlich zu diesen lanzettartig geformten Hauptzotten traten lange, vorwiegend abgerundete Zotten auf, die am 144. Tag dieser Fütterungsperiode 42,1 % des Zottenbesatzes repräsentierten (Tab.15) .

Neben unterschiedlich differenzierten Zotten konnten in dieser Pansenregion narbenähnliche, zottenfreie Schleimhautbezirke beobachtet werden ; sie sind bevorzugt oval (1 - 2 mm), zuweilen auch langgezogen schmal (0,5 - 2 mm) und leicht erhaben.

Futterrations- B	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 123	1	4	1/2	4		23,5
	1	3-4	1/1	10	17	58,8
	1	1-1,5	1	3		17,8
144	1	6-7	1/1,5	7		46,6
	1	5	1,5/1,5	4	15	26,6
	1	2	0,75	1		6,6
	2	6-7	2/1	3		20,0

Tab. 14 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh II in Versuch 1, ventrocranial im ventralen Pansensack (1) während der energiearmen Fütterungsperiode (B)

Futterrations- B	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 123	1	6	1,5/1	10		58,8
	1	3	1/1	3		17,6
	2	6	2	4	17	23,5
144	1	6	1,5/1,5	6		31,5
	1	2	1/1	2	19	10,5
	2	8-10	2/2	8		42,1
	4	1	1-2	3		15,7

Tab. 15 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh II in Versuch 1, dorsocaudal im ventralen Pansensack (2) während der energiearmen Fütterungsperiode (B)

Fütterration B	Form	Länge/ mm	Breite/ mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 123	1	5	1/1,5	6		42,8
	1	3	1/2	6	14	42,8
	2	1-2	1	2		14,2
144	1	5	3/2	5		26,3
	1	4	1/1	5		26,3
	1	2	1/1	3	19	15,8
	2	6	2,5/2	6		31,5

Tab. 16 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh II in Versuch 1, ventrocaudal im dorsalen Pansensack (3) während der energiearmen Fütterungsperiode (B)

Rückbildungsvorgänge der Zotten waren nach 123 bzw. 144 tägiger energiearmer Fütterung auch im dorsalen Endblindsack festzustellen. Fingerförmige Zotten von einer durchschnittlichen Länge von 4 - 5 mm bestimmten das innere Pansenprofil. In dieser Periode der Fütterung lagen zwischen längeren Zotten vereinzelt kurze Zotten (1 - 3 mm) von finger- oder zungenförmiger Gestalt. Auffallend war auch in dieser Region die geringe Dichte der Pansenzotten (14 bzw. 19 Zotten / cm²) (Tab. 16) .

Nach Umstellung der Fütterration auf energiereiche Rationen (C) zeigte sich bereits innerhalb eines Zeitraumes von nur 24 Tagen eine ausgeprägte Proliferation der Zotten des ventralen Pansensackes (1). Kennzeichnend für das Zottenprofil waren lange, fingerförmige Zotten (8 - 10 mm) in hoher Dichte, die zwischen sich vereinzelt extrem kurze Zotten (1,5 mm) gleicher Form einschlossen. Daneben hatten sich vereinzelt abgerundete, zungenförmige sowie lange Zotten (10 mm) entwickelt.

Bereits 49 Tage nach der Futterumstellung stieg die Zottendichte auf 30 Zotten pro cm² an. Diese Entwicklung war auf eine deutliche Zunahme mittellanger fingerförmiger Zotten (Form 1) zurückzuführen, die etwa 1/4 der Gesamtzotten repräsentierten. Unverändert blieb der Anteil zungenförmiger Zotten (Form 2) bei einer Länge von 10 mm (Tab. 17) .

Fütterration C	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 24	1	8 -10	2/1,5	16		72,2
	1	1,5	1/2	3		13,6
	2	10	3/2	3	22	13,6
49	1	10	2/1	14		46,6
	1	5	1,5	8		26,6
	1	2	2/2	3	30	9,9
	2	10	3	5		16,6

Tab.17 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh II in Versuch 1, ventrocranial im ventralen Pansensack (1) während der energiereichen Fütterungsperiode (C)

Vergleichbar proliferative Veränderungen ließen sich auch an den Pansen-
zotten der Dorsalwand des ventralen Endblindsackes beobachten (Tab. 18).
Auffallend erschien auch hier die Tatsache, daß sich nach 49 Versuchs-
tagen neben langen fingerförmigen Hauptzotten mit einer Länge von 10 mm
in gleicher Anzahl mittelgroße Zotten entwickelt hatten (5 mm).
In der Tiefe traten zusätzlich fingerförmige Zotten auf, deren Länge jedoch
2 mm nicht überschritten. Damit waren mehr als 3/4 der untersuchten
Zottenfläche von fingerförmigen Zottenformen besetzt. Der restliche
Flächenanteil war von langen (8 mm) abgerundeten, breiten Zotten be-
deckt. Die Zottendichte hatte ebenfalls zugenommen (Tab. 18).

Fütterration C	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 24	1	4	1/1	4		21,0
	2	8	2/1	15	19	78,9
49	1	10	2/2	6		25,0
	1	5	2	6	24	25,0
	1	2	1	4		16,6
	2	8	2/2	8		33,3

Tab. 18 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh II in Versuch 1, dorsocaudal im ventralen Pansensack (2) während der energiereichen Fütterungsperiode (C)

Auch im dorsalen Endblindsack konnte nach 49 tägiger Fütterung energiereicher Rationen - wenn auch bis zum 24 .Versuchstag noch verzögert - eine sprunghafte Zunahme der Zottenlänge und der Zottendichte beobachtet werden. Wie im ventralen Endblindsack beschrieben, traten auch hier überwiegend Zotten mit finger-bis zungenförmiger Form auf. Neben langen Hauptzotten (12 mm) entwickelten sich mittellange spitzzulaufende Zotten, die beinahe 1/4 der Gesamtzotten darstellten. In der Tiefe lagen auch hier sehr kurze Zotten (2 mm) von länglicher Form. Zusätzlich erschienen in dieser Region zungenförmige Zotten mit einer Länge von 8 - 10 mm. Die Gesamtzottenzahl war mit 26 Zotten pro cm² vergleichsweise hoch (Tab. 19).

Fütterration C	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 24	1	6	1/1	5		38,4
	1	2	1/1	2		15,4
	2	7	2/2	4	13	30,7
	2	4	2/2	2		15,3
49	1	12	1/2	11		42,3
	1	5	1/1	6		23,0
	1	2	1/1	3	26	11,5
	2	10	2/2	2		7,7
	2	8	3/2	4		15,4

Tab.19 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh II in Versuch 1, ventrocaudal im dorsalen Pansensack (3) während der energiereichen Fütterungsperiode (C)

Auch bei Kuh II weist die Auswertung der morphometrischen Einzelbefunde auf eine erhebliche Vergrößerung des Zotten Oberflächenindex nach Umstellung auf ein energiereiches Futter. Danach stieg dieser Index im Untersuchungszeitraum von 49 Tagen in der Region 1 um das 5,6 fache, in Region 2 um das 2,4 fache und in Region 3 um das 6,8 fache gegenüber den entsprechenden Ausgangswerten (am Ende der energiearmen Fütterungsperiode). Daraus läßt sich eine durchschnittliche Zunahme des Oberflächenindex um das 4,95 fache errechnen.

- b) Ergebnisse der makroskopisch-anatomischen Untersuchungen an Pansenzotten trächtiger bzw. laktierender Kühe der Gruppe II: am Ende der Trockenstehzeit und zu Beginn der Hochlaktation

In einer zweiten Untersuchungsreihe galt es zu prüfen, inwieweit auch bei trächtigen Hochleistungsrindern der Rasse Israeli-Holstein-Friesian unter den Bedingungen einer Großherde mit maximaler Laktationsleistung adaptive Umbauvorgänge der ruminalen Schleimhaut nach Umstellung von einer energieärmeren "Trockenstehration" auf energiereiches Leistungsfutter auftreten.

Die Ergebnisse der makroskopischen Beurteilung der durch Biopsie zum Zeitpunkt der Futterumstellung ("Trockenstehration" auf Hochleistungsfutter), und nach 24 bzw. 23 tägiger und nach 49 bzw. 42 tägiger energiereicher Fütterung entnommen Schleimhautproben, lassen bei Kühen grundsätzlich nahezu gleichartige Umbauvorgänge erkennen. Geringgradige quantitative Unterschiede bezüglich Zottenlänge und Zottendichte können stellenweise bei Kuh 2 beobachtet werden; diese beeinflussen jedoch keineswegs das Gesamtergebnis.

Zum Zeitpunkt der Futterumstellung kennzeichnete die Schleimhaut ein Zottenprofil, das die bei Kühen der Gruppe 1 nach langzeitiger Fütterung energieärmerer Rationen beobachteten quantitativen Rückbildungsvorgänge noch überstieg. So traten auch in der Gruppe 2 abgerundete, zungenförmige Zotten auf, die auffallend kurz (2-3 mm) waren. Deren freier Oberflächenrand war glatt und über lange Strecken verdickt. Weite Abschnitte der Schleimhaut erschienen frei von Zotten, wiesen jedoch eine Vielzahl knospenartiger Zottenanlagen auf (Tab. 20, Abb 18).

Dorsal in den caudoventralen Wandabschnitten des ventralen Endblindsackes traten vorherrschend fingerförmige Zotten (über 3 / 4 der Gesamtzottenzahl) auf, die an ihrer Oberfläche im proximalen Bereich häufig starke Einkerbungen aufzeigten. In der Tiefe waren vereinzelt kleinste Zotten entwickelt. Ein weiterer auffälliger Zottentyp war löffelförmig verbreitert. Die Zottendichte mußte mit nur 14 Zotten pro cm^2 als sehr gering angesehen werden. Auf diesen zottenfreien Zwischenflächen waren kleine Zottenstümpfe unterschiedlicher Höhe nachweisbar (Tab. 21).



Abb. 18 Schleimhautoberfläche mit zottenfreien Arealen aus dem ventrocranialen Pansensack (1) nach 55 tägiger Fütterung von " Trockenstehrationen " (Gruppe 2, Kuh 1)

Futterrations- B	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 55	2	2-3	2-1	13	13	100

Tab.20 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachtete Zottenform bei Kuh 1 in Versuch 2, ventrocranial im ventralen Pansensack (1), 55 Tage nach Umstellung auf energiearme "Trockenstehration"(B)

Futterrations- B	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage	1	6	2	11		78,5
	1	1	1	1	14	7,1
55	3	6	4/2	2		14,3

Tab.21 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh 1 in Versuch 2, dorsocaudal im ventralen Pansensack (2), 55 Tage nach Umstellung auf energiearme "Trockenstehration" (B)

Im Gegensatz zu den ventralen Pansenwandabschnitten traten in der ventrocaudalen Region des dorsalen Endblindsackes bei Kuh 1 55 Tage nach Futterumstellung neben langen fingerförmigen Zotten (10 - 13 mm) kürzere mittelgroße Zotten (8 mm) auf, die zusammen über 80% des Zottenbesatzes darstellten. Auch diese Zotten wiesen an ihren freien Rändern häufig Einkerbungen auf. Unverändert erschienen dagegen die zungenförmigen Zotten (Tab. 22 , Abb. 19) .

Futterrations- B	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage	1	10-13	3/2	6		50,0
	1	8	7	4	12	33,3
55	2	3	1	2		16,6

Tab.22 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh 1 in Versuch 2, ventrocaudal im dorsalen Pansensack (3) 55 Tage nach Umstellung auf energiearme "Trockenstehration" (B)



Abb. 19 Isolierte Pansenzotten aus dem selben Schleimhautareal (3) des dorsalen Endblindsackes nach 55 tägiger Fütterung von " Trockensteurrationen " (links) und nach 24 tägiger Hochleistungsfütterung (rechts) (Gruppe 2 , Kuh 1) (Vergr. x 20)

Unter dem Einfluß einer längerandauernden energiereichen Hochleistungs-fütterung nahm in allen untersuchten Pansenregionen beider Kühe die Länge und Dichte der Zotten deutlich zu.

Während die Größenzunahme in cranioventralen Pansensack als relativ geringfügig einzustufen war (Tab. 23), erreichten Zotten des caudo-ventralen Endblindsackes eine Länge von bis zu 20 mm (Tab. 24). Dieser Zottentyp war weitgehend zungen- bis löffelförmig mit bis zu 4 mm breiter, flächenhafter Ausdehnung. In diesen Abschnitten erwies sich der freie Zottenrand oftmals gekerbt bis gezahnt. Mit fortschreitender Versuchsdauer zeigte sich der freie Zottenrand glatter, geschlossener und gerundet. Diese Form zeigten 64 % (24. Tag) bzw. 82 % (49. Tag) der Zotten in dieser Pansenregion. In der post partum Periode war darüberhinaus auch das Auftreten langgezogener Zotten geringerer Länge auffällig.

Im dorsalen Endblindsack nahm die Länge der Zotten bis zum 24 Tage nach Futterumstellung ebenfalls deutlich (Zottenlänge 20 mm bei löffelförmiger Form) zu (Tab. 25). Auch hier traten anfangs an den freien distalen Zottenränder bizarr geformte Einkerbungen auf. Bemerkenswert für sämtliche 3 Pansenregionen ist die Tatsache , daß bis Versuchsende eine geringfügige Verkürzung der Zotten um 2 - 5 mm unter Zunahme der Zottenbreite eintraten. In allen Fällen konnten in der Tiefe schmale und kürzere , oftmals nur knospenartige Zotten angetroffen werden.

Futterrations- A	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage	1	6	1-2	3		20,0
	24	2	7	2	12	80,0
49	2	6	2	3		18,7
	2	3	2	3	16	18,7
	3	6	5/2-3	10		62,5

Tab.23 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh 1 in Versuch 2, ventrocranial im ventralen Pansensack (1) während der energiereichen Leistungsfütterungsperiode (A)

Fütterration A	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 24	1	5	3/2	4		23,5
	1	2	2	2		11,7
	2-3	15-20	2/3	9	17	53,0
	3	4	2	2		11,7
49	1	3	1	1		5,5
	2	7	2	2		11,1
	2	5	2	5	18	27,7
	3	10	5/3	10		55,5

Tab.24 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh 1 in Versuch 2, dorsocaudal im ventralen Pansensack (2) während der energiereichen Leistungsfütterungsperiode (A)

Fütterration A	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 24	2	8	2	3		25,0
	3	20	2	9	12	75,0
49	1/2	14	2	7		46,6
	2	10	1-2	3	15	20,0
	2	5	1-2	2		13,3
	2-3	18	4/2	3		20,0

Tab.25 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh 1 in Versuch 2, ventrocaudal im dorsalen Pansensack (3) während der energiereichen Leistungsfütterungsperiode (A)

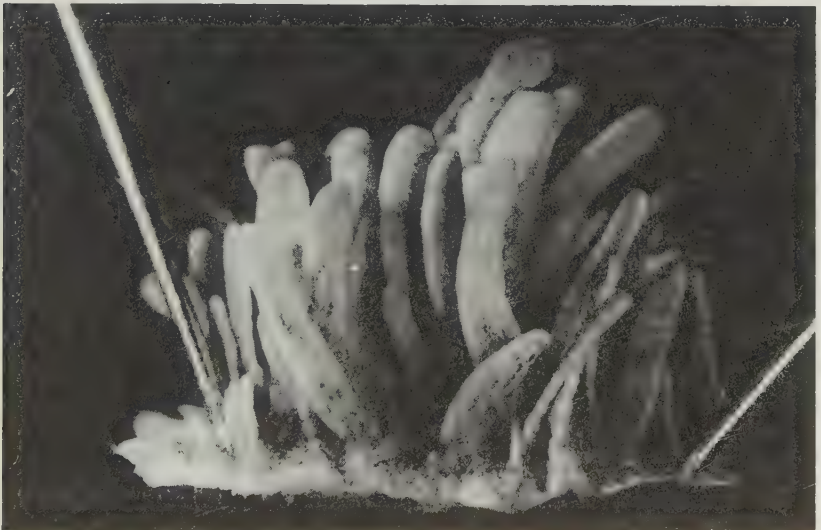
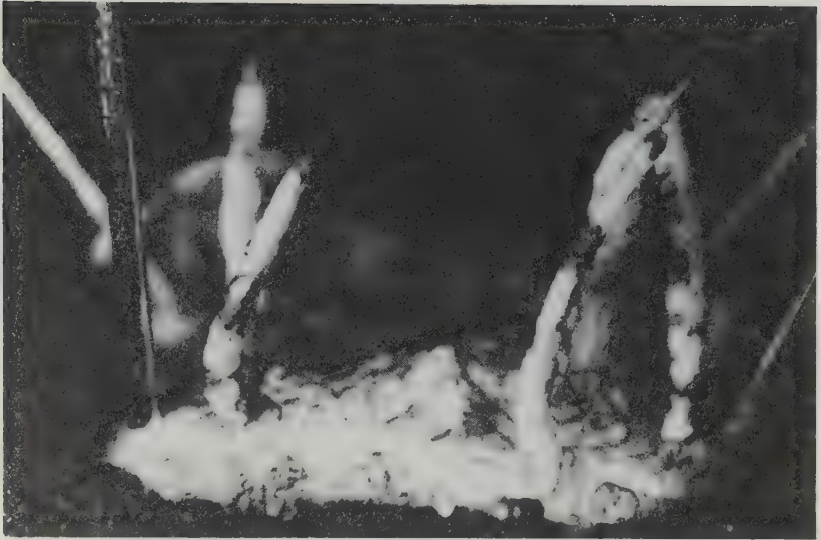


Abb. 20 und 21 Schleimhautproben aus derselben Region des ventralen Pansensackes nach 55 tägiger Fütterung von "Trockenstehfutter" (oben Abb. 20) und nach 24 tägiger Hochlaktationsfütterung (unten Abb. 21) (Vergr. x 30 bzw. x 20)

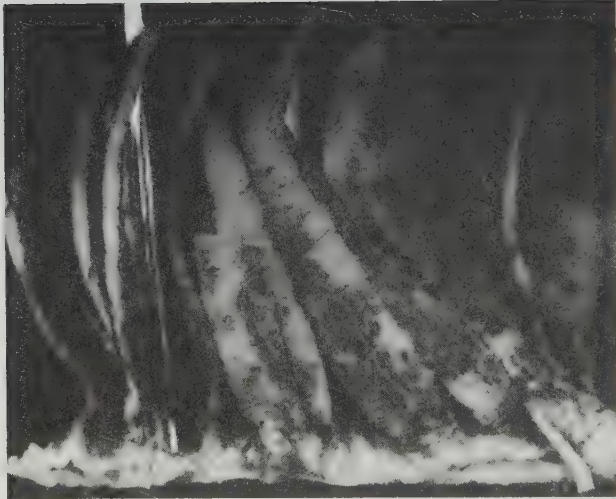


Abb. 22 Scheimhautprobe aus derselben Region, wie in Abb. 20 und 21 gezeigt, jedoch nach 49 tägiger Fütterung von Hochleistungsrationen (Gruppe 2 , Kuh 1) (Vergr. x 25)

Nach Umstellung auf energiereiches Futter proliferierten insbesondere fingerförmige lange Zotten, die in Längen bis zu 10 mm auftraten. Auch ihre Zahl nahm rasch zu. Dieser Vorgang konnte vorzugsweise in den Endblindsäcken (2 und 3) bei Kuh 2 beobachtet werden (Tab. 26 und 27).

Futterrations- A	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 23	1	6	1/1,5	8	27	29,6
	1	3	1	5		18,5
	1	1	1	5		18,5
	2	6	2	6		22,2
	3	6	2	3		11,1
42	1	12	1,5	22	40	55,0
	1	7	1/2	8		20,0
	1	1	1	3		7,5
	2	4	2	7		17,5

Tab.26 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh 2 in Versuch 2, dorsocaudal im ventralen Pansensack (2) während der energiereichen Leistungsfütterungsperiode (A)

Futterrations- A	Form	Länge mm	Breite mm	Σ Zottentyp/ cm ²	Σ Zotten/ cm ²	%
Fütterungs- dauer / Tage 23	1	10	2	12	19	63,1
	1	2	1	4		21,0
	2	8	2	3		15,8
42	1	2	1	2	18	11,1
	2	3	2	6		33,3
	3	4	3	10		55,5

Tab.27 Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sowie Übersicht über die beobachteten Zottenformen bei Kuh 2 in Versuch 2, ventrocaudal im dorsalen Pansensack (3) während der energiereichen Leistungsfütterungsperiode (A)

Die Auswertung der morphometrischen Befunde ergab bei Kuh 1 eine Zunahme der Zottenoberfläche in allen 3 geprüften Pansenregionen, doch war das Ausmaß der Zottenproliferation im Vergleich zu den im Versuch 1 erhobenen Befunden deutlich geringer. Der Oberflächen-Index nahm bis Versuchsende (49 Tage nach Futterumstellung auf energiereiche Rationen) gegenüber der Zottenoberfläche am Ende der Trockenstehzeit in der Region 1 um das 1,7 fache, in Region 2 um das 2,8 fache und in Region 3 um das 4,3 fache zu (Abb. 23).

Bei Kuh 2 der gleichen Reihe wurden die Proben nicht regelmäßig entnommen, so daß ein direkter Vergleich nicht möglich erscheint. In Region 2 trat eine sprunghafte Zunahme der Zottenoberfläche / cm² um das 11,7 fache auf, in Region 3 stieg der Index hingegen nur um das 1,5 fache an.

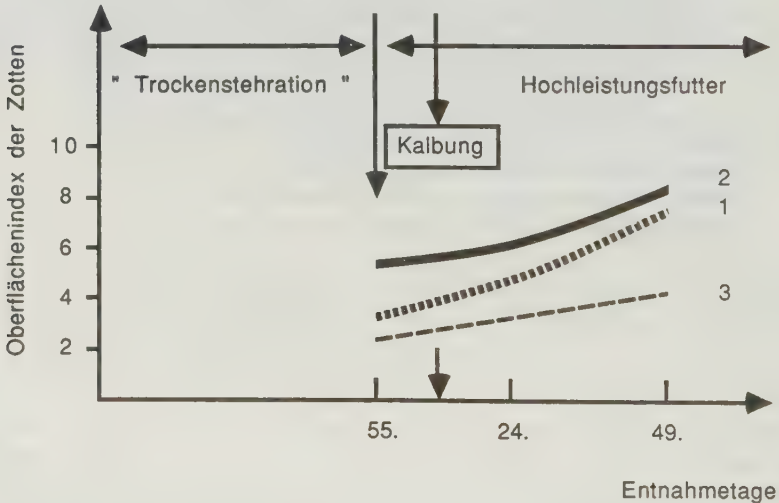


Abb. 23 Änderung des Oberflächenindex ermittelt aus den vermessenen Pansenzotten pro cm² Schleimhautprobe der Entnahmezonen 1 - 3 nach Umstellung von "Trockenstehrations" auf energiereiches Hochleistungsfutter post partum (Gruppe 2, Kuh 1)

c) Ergebnisse der mikroskopisch-anatomischen Untersuchungen
an Pansenzotten beider Gruppen 1 und 2

Wie aus der vorangehenden Beschreibung hervorgeht, liefen an der Pansen-schleimhaut der Kühe der Gruppen 1 und 2 während der energiearmen Fütterung (Periode B) erhebliche strukturelle Umbauvorgänge ab. Im mikroskopischen Bild waren in den verschiedenen Abschnitten von der Zottenbasis bis zur Zottenspitze ebenfalls deutliche Unterschiede zu erkennen.

Zu Versuchsbeginn befand sich die Schleimhaut in proliferiertem Zustand, da zuvor 35 Tage lang energiereiche Rationen gefüttert wurden.

Innerhalb des Zeitraumes von 6 - 10 Wochen nach Umstellung der Fütterung auf energiearme Rationen entwickelten sich an sämtliche Schleimhautproben aus der Zottenbasis übereinstimmend erhebliche Strukturveränderungen. Die Lamina epithelialis mucosae wies während dieses Zeitraumes zwischen den Epithelzapfen eine Höhe von nur 4 - 6 Zellagen auf. An ihrer Oberfläche hob sich das schwach verhornte Stratum corneum lamellenartig ab, das Stratum spinosum war schmal, die Zellen des Stratum basale waren einschichtig und hochprismatisch (Abb. 26) .

Die Epithelbasis erschien weitgehend glatt, nur stellenweise traten kurze, gedrungene Epithelzapfen auf. Dementsprechend war in diesem Zottenabschnitt der Papillarkörper nur spärlich entwickelt. Das Bindegewebe der Lamina propria war subepithelial lamellär geschichtet und schloß in diesem Zottenbereich in geringer Anzahl kleinlumige Venolen und Kapillaren ein. In den zentralen Abschnitten der Zottenbasis verdichtete sich das kollagenfaserige Gewebe zu parallel orientierten Strängen, die zwischen sich größere Zentralarterien einschlossen (Abb.24). Diese Faserbündel verflochten sich netzartig mit Kollagenfaserbündeln der Tunica submucosa und fanden Anschluß an das Perimysium beider Schichten der Tunica muscularis (Abb. 25) .

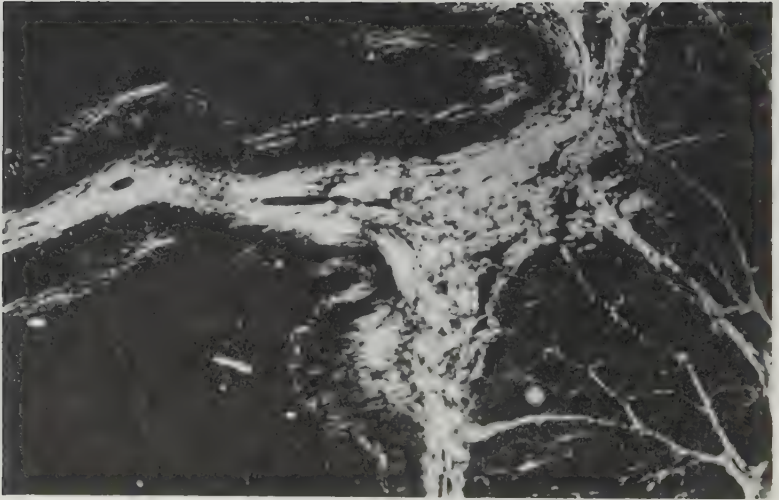


Abb. 24

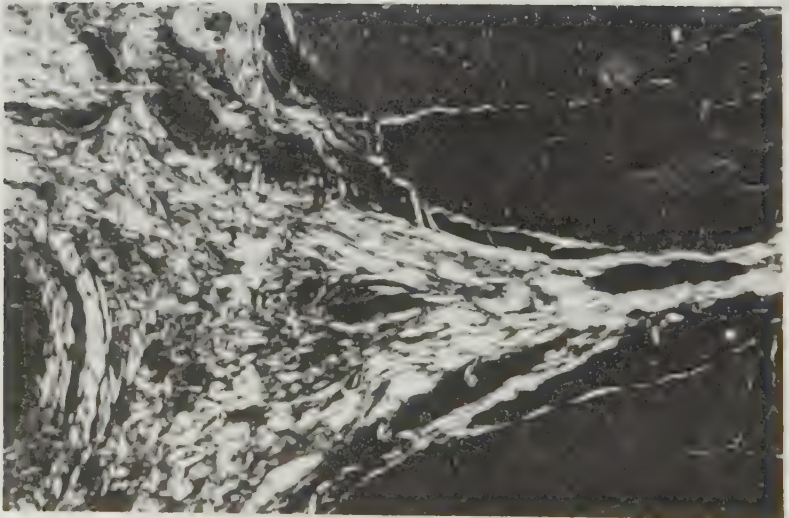


Abb. 25

Abb. 24 und 25 Verlauf der Kollagenfaserbündel (Typ I) in Pansenzotten nach Fütterung energiearmer Rationen (Abb. 24 Übersicht, Abb. 25 Ausschnittsvergrößerung) mit Verflechtung der Fasern zum Perimysium der Tunica muscularis (polarisationsoptische Aufnahmen) (Vergr. x 70 bzw. x 440)



Abb. 26 Sagittalschnitt durch die Tunica mucosa ruminis aus dem Bereich der Zottenbasis 6 - 10 Wochen nach Fütterung energiearmer Rationen (Vergr. x 480)

Der mittlere Zottenabschnitt ließ zwei histologisch unterschiedlich strukturierte Bereiche erkennen. Die zentrale Mittelzone wies eine 7 - 9 schichtige Lamina epithelialis auf, die an ihrer freien Oberfläche schwach verhornt war. An der freien Oberfläche waren in Sagittalschnitt flache Einziehungen des Epithels zu erkennen. Die basale Epitheldifferenzierung war geringgradig, der Papillarkörper spärlich entwickelt. Die Ordnung der Kollagenfaserbündel der Lamina propria war dicht, nur zentral waren Arterien ausgebildet. Histologisch entsprach damit dieser zentrale Zottenabschnitt weitgehend der oben beschriebenen Struktur der Zottenbasis.

Das Randgebiet dieses mittleren Zottenabschnittes (im Bereich des "scharfen" Zottenrandes) kennzeichnete hingegen ein mehrschichtiges, schwach verhorntes Plattenepithel, das an seiner Basis auffallend lang entwickelte Epithelzapfen aufwies (Abb. 27). Diese Epithelzapfen schlossen

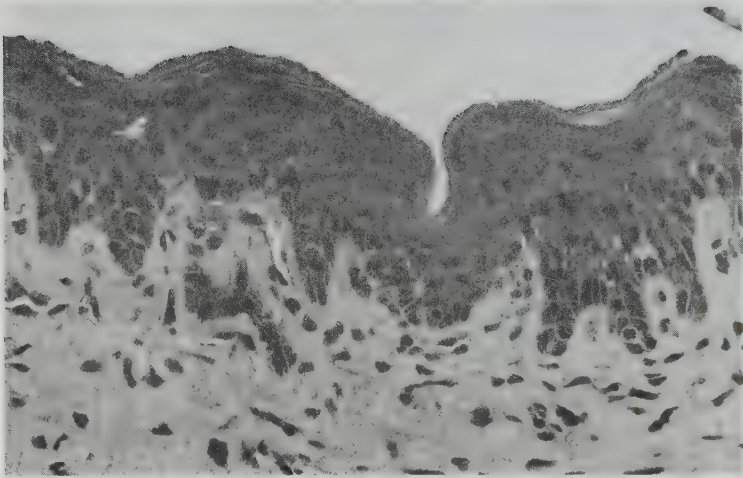


Abb. 27 Sagittalschnitt durch die Randzone des Mittelabschnittes einer Pansenzotte nach 6 - 10 wöchiger energiearmer Fütteration (Vergr. x 480)

an ihren Spitzen häufig Zellen mit Mitosen ein. Der voll entwickelte Papillarkörper enthielt in seinen epithelnahen Abschnitten stets postkapilläre Venolen von geringer Weite. Die Kollagenfasern des Propria-Bindegewebes waren im Bereich des Papillarkörpers kappenartig um die freien Enden der Epithelzapfen angeordnet. Diese Fasern setzten sich in tieferen Abschnitten der Lamina propria als parallel geordnete Lamellen fort und bildeten dort die Grundlage für das gefäßführende Zottenstroma.

Die Zottenspitze war kappenartig von einem mehrschichtigen, schwach verhornten Plattenepithel bedeckt, das an seiner Basis spitzwinklige Epithelzapfen bildet. Ähnlich der beschriebenen Morphologie am freien Zottenrand des mittleren Zottenabschnittes, war auch hier der Papillarkörper voll entwickelt; das Bindegewebe erschien zirkulär um die Epithelzapfen geschichtet und dicht strukturiert. Die postkapillären Venolen lagen tief zwischen den Epithelzapfen, sie waren meist englumig verkleinert und bildeten ein engmaschiges Netz. Auch in diesem peripheren Zottenabschnitt sammelten sich konzentrisch angeordnete Kollagenfasern aus dem Bereich der Epithelzapfen zu zentral gerichteten Bündeln, die ihrerseits über das Zottenstroma in direkter Verbindung mit tiefer gelegenen Faserregionen standen (Abb. 28 und 29) .

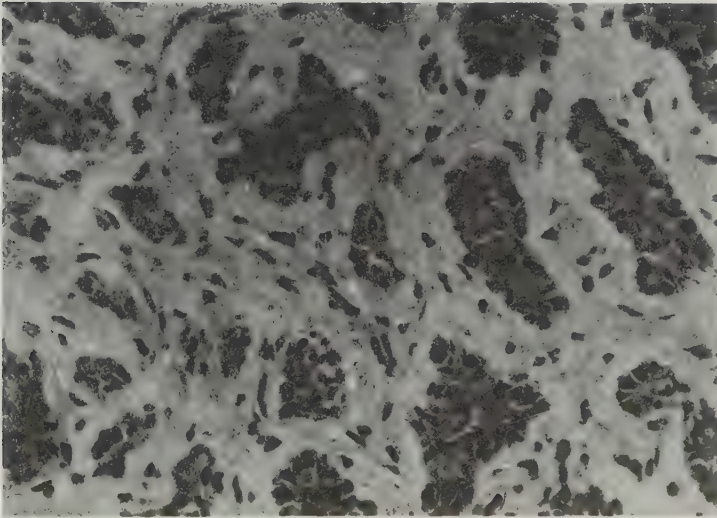
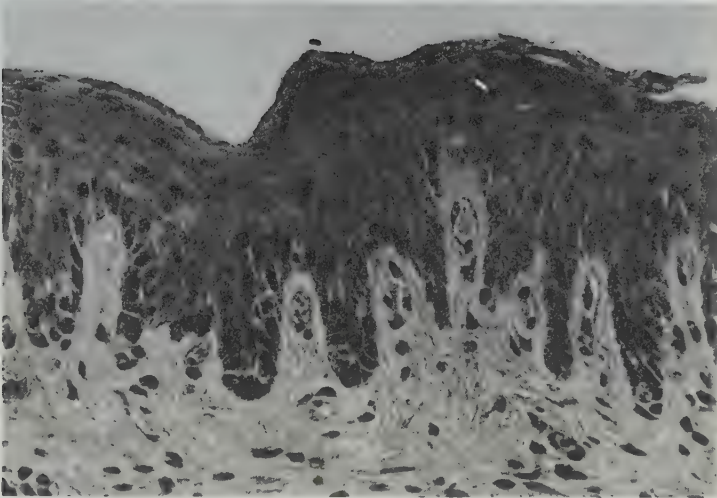


Abb. 28 a und b Histologische Ausschnittsvergrößerungen aus der Spitze von Pansenzotten von Kühen , die 6 - 10 Wochen energiearm gefüttert wurden (a Sagittalschnitt, b Frontalschnitt) (Vergr. x 480).

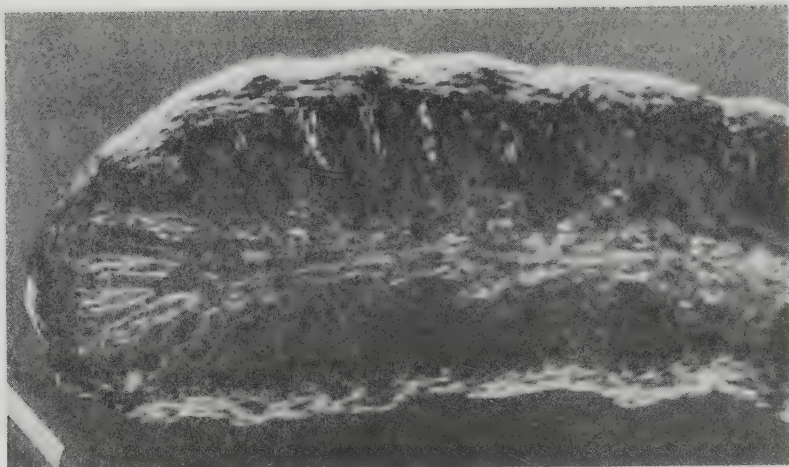


Abb.29 Verlauf der Kollagenfaserbündel (Typ I) in einer Pansenzotte einer energiearm gefütterten Kuh bei Betrachtung im polarisierten Licht (Vergr. x 200)

Die nach 143 / 144 tägiger Fütterung energiearmer Rationen im Versuch 1 von Kuh 1 und 2 entnommenen Schleimhautproben lassen mikroskopisch in Grad und Umfang gleichartige Umbauvorgänge erkennen. Diese sind in einigen Zottenabschnitten deutlicher ausgeprägt als an den nach Fütterungsdauer von nur 40 bzw. 68 Tagen untersuchten Zotten, während sich andere Zottenbereiche kaum unterscheiden.

Zu diesem Zeitpunkt zeigte die Lamina epithelialis mucosae der Zottenbasis eine erhebliche bis starke Faltung seiner freien Oberfläche, und die lumennahen Schichten des Stratum corneums waren über weite Strecken flächenhaft verhornt und z.T. abgehoben. Die Epithelbasis war weitgehend glatt. In der Lamina propria mucosae traten subepithelial nur vereinzelt englumige Venolen auf, ihnen lagen zentral erweiterte Arterien an. Das bindegewebige Stroma der Zottenbasis erwies sich als lamellär in Längsrichtung geschichtet und dicht.

Strukturell vergleichbare Umbauvorgänge konnten auch in den mittleren Zottenbereichen beobachtet werden. Die Rückbildung der basalen Epithelzapfen war ausgeprägt und über weite Abschnitte der Schleimhaut fehlten Papillarkörper. Die mikrovaskuläre Versorgung dieses subepithelialen Zottenabschnittes erschien vergleichsweise schwach, die kollagenfaserige Schichtung des Zottenstromas erheblich verstärkt.

Auch im Randbereich dieses Zottenabschnittes waren die Rückbildungsvorgänge augenfällig. Die freie Oberfläche der Lamina epithelialis mucosae trug auch hier starke Faltungen mit abschnittsweise abschilfernden Hornzellen. Die Epithelhöhe war unterschiedlich stark reduziert, die basale Epitheldifferenzierung wies Abschnitte mit langgezogenen, abgerundeten und verdickten Epithelzapfen auf; größere Epithelbereiche waren zapfenfrei (Abb. 30). Postkapilläre Venolen lagen häufig zwischen verzweigten, zuweilen an der Spitze verbreiterten Epithelzapfen. Diese Gefäße hatten zu meist ein enges Lumen. Das subepitheliale Bindegewebe zeigte sich in Nähe der Epithelzapfen und der postkapillären Venolen eine manschettenartige Verdichtung. Verdickte Kollagenfaserbündel vereinigten sich zentral zu dichteren Platten (Abb. 31 a und b).

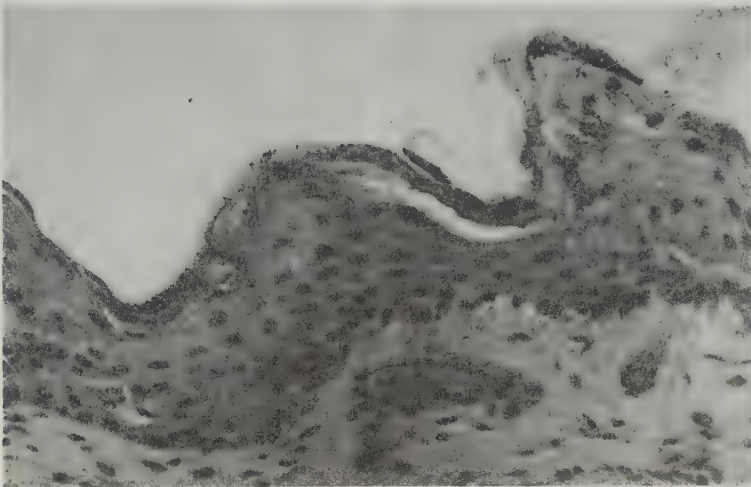


Abb. 30 Sagittalschnitt durch die Tunica mucosa ruminis aus dem Randbereich des mittleren Zottenabschnittes. Entnahme gegen Ende der energiearmen Fütterungsperiode (143. Tag) (Vergr. x 480).

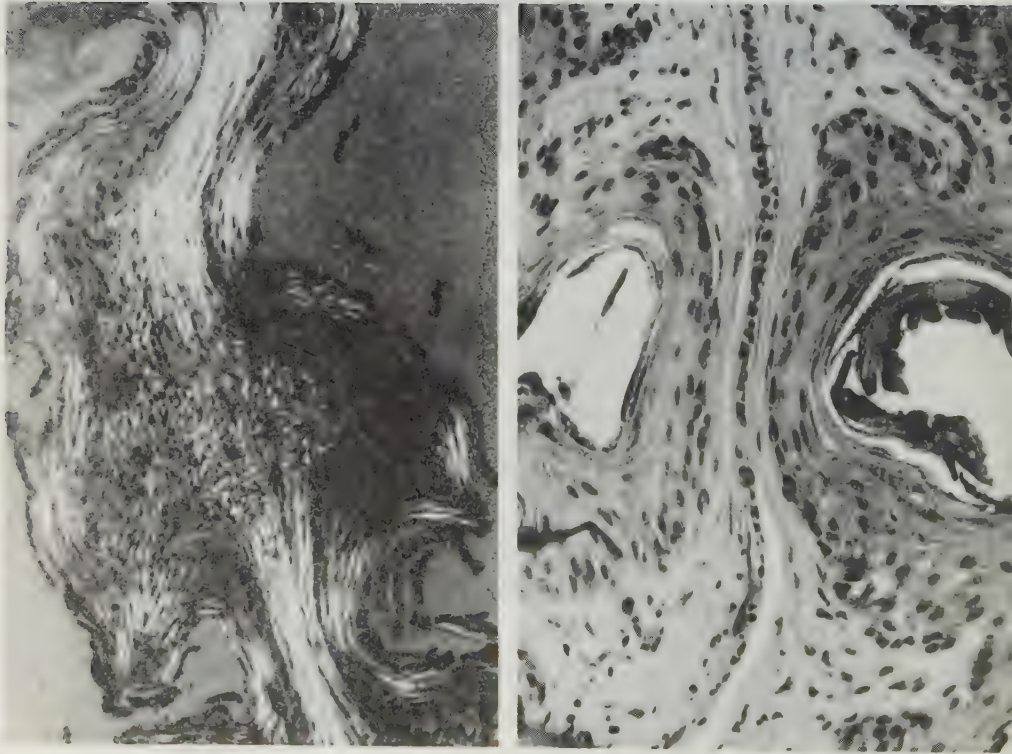


Abb. 31 a und b Sagittalschnitte durch mittlere Zottenbereiche mit erheblicher Faltenbildung der Oberflächen während der Zottenrückbildung a) Polarisationsoptischer Nachweis der Kollagenfasern, b) H.E. Schnitt (Vergr. x 300 bzw. 480)

An der Zottenspitze ließen sich ebenfalls Rückbildungsvorgänge beobachten, die insbesondere die Ausbildung der basalen Epithelzapfen und damit die Differenzierung des Papillarkörpers betrafen. Hier waren häufig nur verkürzte und verbreiterte Epithelzapfen erkennbar, die zwischen sich, aber auch an ihren (zweigeteilten) stumpfen Enden in näherem Kontakt mit postkapilläre Venolen standen. Bindegewebslamellen legten sich - im Schnittbild - als konzentrische Ringe um die Epithelzapfen, sie schlossen meist englumige Gefäße ein. Auch an der Zottenspitze sammelten sich diese Kollagenfaserbündel zentral zu verdichteten Stängen (Abb.32).

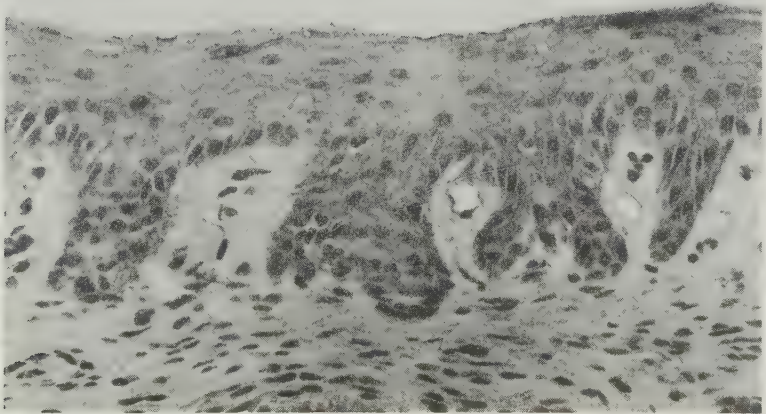


Abb. 32 Sagittalschnitt durch eine Zottenspitze nach 143 tägiger energiearmer Fütterung (Vergr. x 480)

Nach 23 - bzw. 24 tägiger Fütterung energiereicher Rationen waren an den Zotten sämtlicher untersuchter Schleimhautproben bereits umfangreiche Strukturveränderungen abgelaufen.

Die Lamina epithelialis mucosae wies an der Zottenbasis eine durchschnittliche Höhe von nur 4 - 5 Zellagen auf. An ihrer Oberfläche setzten sich großflächig die Zellen des Stratum corneum ab. Diese oberste Zellschicht wurde vorherrschend durch ballonartig erweiterte Deckzellen geprägt, die zumeist 2 - 3 Lagen bildeten. Sie lagen oberflächenparallel und schlossen neben Kernresten oftmals feingranuläres Material ein. Ihr Plasmalemma erschien verdickt und stark lichtbrechend (Abb. 33) .

An der überwiegend glatten Epithelbasis befanden sich nur stellenweise kurze, gedrungene Epithelzapfen und darunter ein nur spärlich entwickelter Papillarkörper. Das Bindegewebe der Lamina propria war subepithelial lamellär geschichtet und schloß in diesem Zottenbereich in großer Zahl großlumige Venolen und Kapillaren ein. In den mittleren Abschnitten der Zottenbasis verdichtete sich das kollagenfaserige Bindegewebe zu lamellär orientierten Strängen, die zwischen sich größere Arterien einschlossen.

Im mittleren Zottenabschnitt liefen bereits 3 Wochen nach Futterumstellung auf energiereiche Rationen histologisch auffällige Proliferationsvorgänge ab, die insbesondere den peripheren Zottenrand betrafen. Die zentrale Mittelzone blieb weitgehend unbeeinflusst . Es hatte sich eine 6-8 schichtige Lamina epithelialis gebildet, die an ihrer freien Oberfläche schwach verhornt war. Das Stratum corneum enthielt Ballonzellen, die zwar vorwiegend vereinzelt auftraten, abschnittsweise jedoch auch größere Zellverbände bildeten. An der freien Oberfläche waren im Schnittbild erhebliche Einziehungen des Epithels zu erkennen. Die basale Epitheldifferenzierung war schwach ausgeprägt, der Papillarkörper nur spärlich entwickelt. Die Kollagenfaserbündel der Lamina propria stellten sich parallelfaserig und dicht dar, zentral gelegene postkapilläre Venolen waren stark erweitert.

Das Randgebiet dieses mittleren Zottenabschnittes wurde durch ein mehrschichtiges Plattenepithel gekennzeichnet, das an seinen oberen Lagen großflächig 2 - 3 Schichten ballonartig erweiterte Hornzellen einschloß (Abb. 34). Die Epithelbasis wies auffallend spitz entwickelte Epithelzapfen auf, die an ihren freien Enden gehäuft in Mitose befindliche Zellen enthielten.

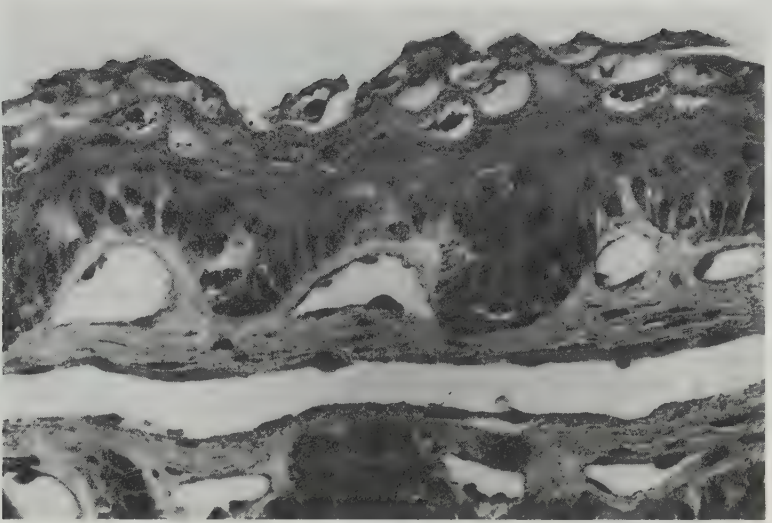


Abb. 33 Sagittalschnitt durch die Tunica mucosa ruminis im Bereich der Zottenbasis . Befund nach 24 tägiger Fütterung energiereicher Rationen (Vergr. x 480)

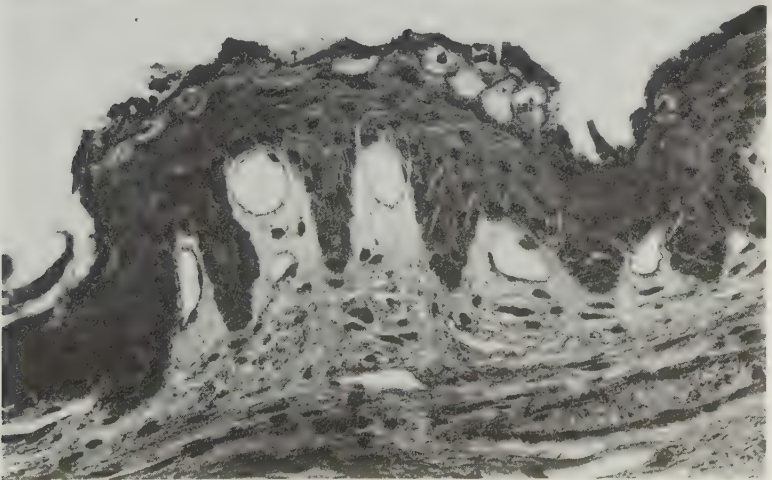


Abb. 34 Sagittalschnitt durch die Tunica mucosa ruminis im Randbereich des mittleren Zottenabschnittes. Befund nach 24 tägiger Fütterung energiereicher Rationen (Vergr. x 480)

Die Zapfen erschienen zellreich und dicht. Der Papillarkörper war abschnittsweise bereits deutlich entwickelt. In einigen Bereichen befanden sich zwischen tiefen Einsenkungen benachbarter Epithelzapfen unmittelbar subepithelial gelegene postkapilläre Venolen von geringer bis mittlerer Weite. Letztere wurden stets von einem lockeren Geflecht kollagenen Bindegewebes umgeben. Die Fasern waren in Frontalschnittpräparaten ringförmig, in Längsschnitten lamellär geflochten. In geringem Abstand hierzu schloß sich eine dichtere Lage von Kollagenfasern des Propria-Bindegewebes an. Diese Fasern setzten sich in tieferen Abschnitten der Lamina propria als geordnete Lamellen fort und nahmen dort Verbindung zum Bindegewebe der Zottenmitte auf.

Die Zottenspitze wurde großflächig von einem mehrschichtigen, schwach verhornten Plattenepithel bedeckt, das an seiner Basis kurze, spitz oder abgerundet endende Epithelzapfen entwickelt hatte (Abb. 35). Die oberen Schichten des Stratum corneums kennzeichnete die hohe Zahl geschichteter Ballonzellen, die sich zur freien Oberfläche hin abgehoben hatten. Ihr freier Innenraum erwies sich als feingekörnt, das Plasmalemm als verdichtet, die Kerne als pyknotisch. Ähnlich dem mikroskopischen Bild am freien Rand des mittleren Zottenabschnittes, war auch hier der Papillarkörper voll differenziert. Das kollagenfaserige Bindegewebe war in einem relativ weitem Abstand kappenartig zirkulär um die Epithelzapfen geschichtet und verdichtet. Zwischen dem Kollagenmantel und dem Epithel lag eine im Querschnitt ringförmige Zone lockeren Bindegewebes, in welche postkapilläre Venolen eingelagert waren. Diese Venolen zeigten stets erweiterte, meist noch blutgefüllte Lumina (Abb. 36). Auffällig war darüberhinaus, daß diese Gefäße bevorzugt unter Epithelabschnitten mit einer hohen Zahl an Ballonzellen auftraten.

Auch an der Zottenspitze sammelten sich die geordneten Kollagenfasern aus den Bereichen der einzelnen Epithelzapfen zu zentral gerichteten Bündeln, die ihrerseits in direktem Kontakt zum Zottenstroma standen und an tiefer gelegenen Faserregionen der Zottenmitte und der Zottenbasis Anschluß fanden.

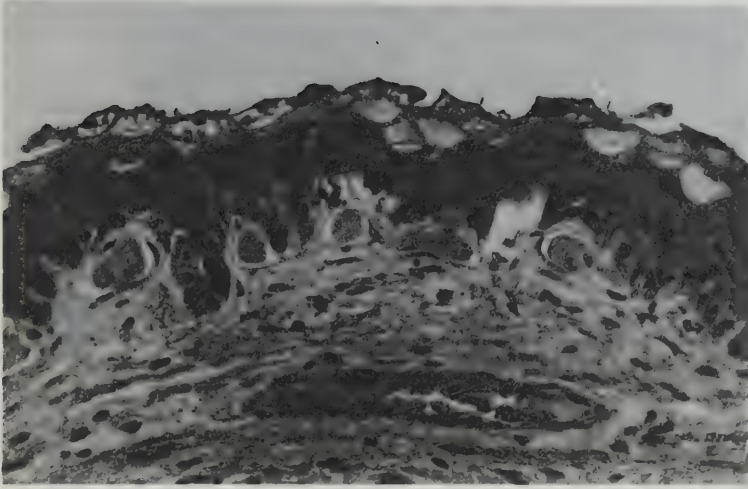


Abb. 35

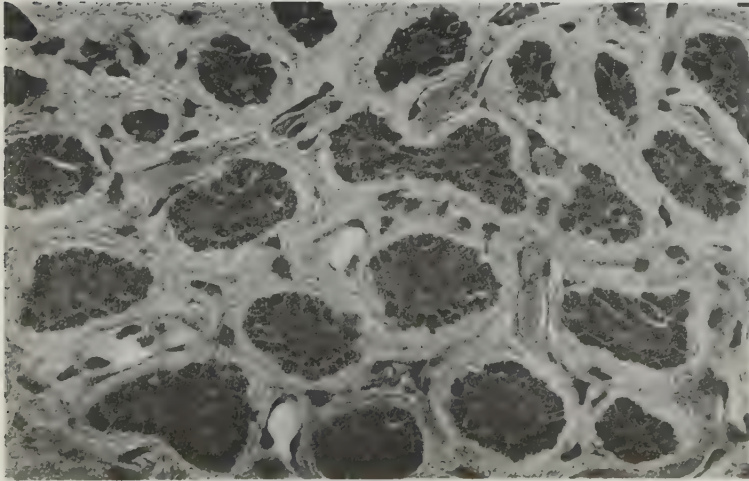


Abb. 36

Abb. 35 und 36 Tunica mucosa runimis aus dem Bereich der Zotten-
spitze. Befund nach 24 tägiger Fütterung energiereicher
Rationen (Abb. 35 Sagittalschnitt, Abb. 36 Frontal-
schnitt) (Vergr. x 480)

Am Ende des Untersuchungszeitraumes nach Fütterung energiereicher Rationen waren die Proliferationsvorgänge an der Pansenschleimhaut sämtlicher Kühe in einigen Zottenabschnitten noch weiter fortgeschritten. Grundsätzlich bot sich an der Zottenbasis und in den zentralen Bereichen der Zottenmitte das zuvor beschriebene histologische Bild.

Wesentliche Abweichungen davon zeigten sich nur in den peripheren Randabschnitten der Zotten und an der Zottenspitze (Abb. 37). Die Oberfläche der Zotten war weitgehend glatt mit nur wenigen flache Einziehungen. In der Lamina epithelialis waren keine Ballonzellen mehr erkennbar. Die Zotten bedeckte ein breites, mehrschichtiges und unverhorntes Epithel, die basalen Epithelzapfen waren deutlich entwickelt. Letztere schoben sich als lange, zellreiche Epithelbildungen tief in das unterlagerte Bindegewebe; an ihren Enden waren sie zumeist abgerundet und mit zahlreichen in Mitosen befindlichen Zellen durchsetzt. Der Papillarkörper war weitgehend differenziert. Auch hier lagen in den Epithelzapfen - nur durch einen Saum sehr lockeren Bindegewebes getrennt - erweiterte postkapilläre Venolen (Abb. 38 a und b). Die vermehrte Ausbildung von Bindegewebe und die auffällige Erweiterung der Gefäßlumina im Bereich des Papillarkörpers hatte zu einem deutlichen Auseinanderweichen der Epithelzapfen an der Zottenspitze geführt.

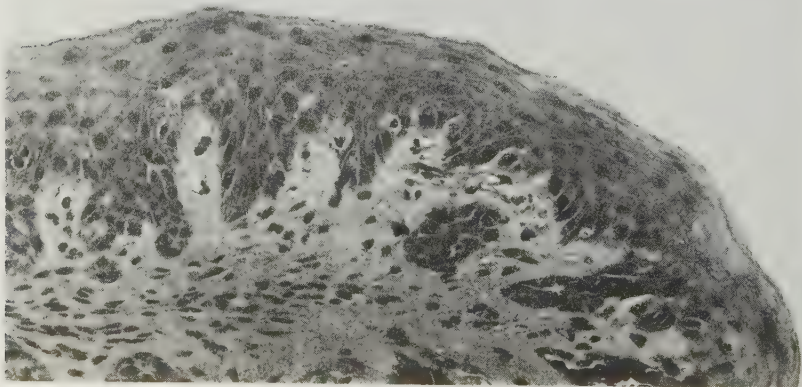


Abb. 37 Sagittalschnitt durch die Zottenspitze. Befund nach 49 tägiger energiereicher Fütterung (Vergr. x 400)

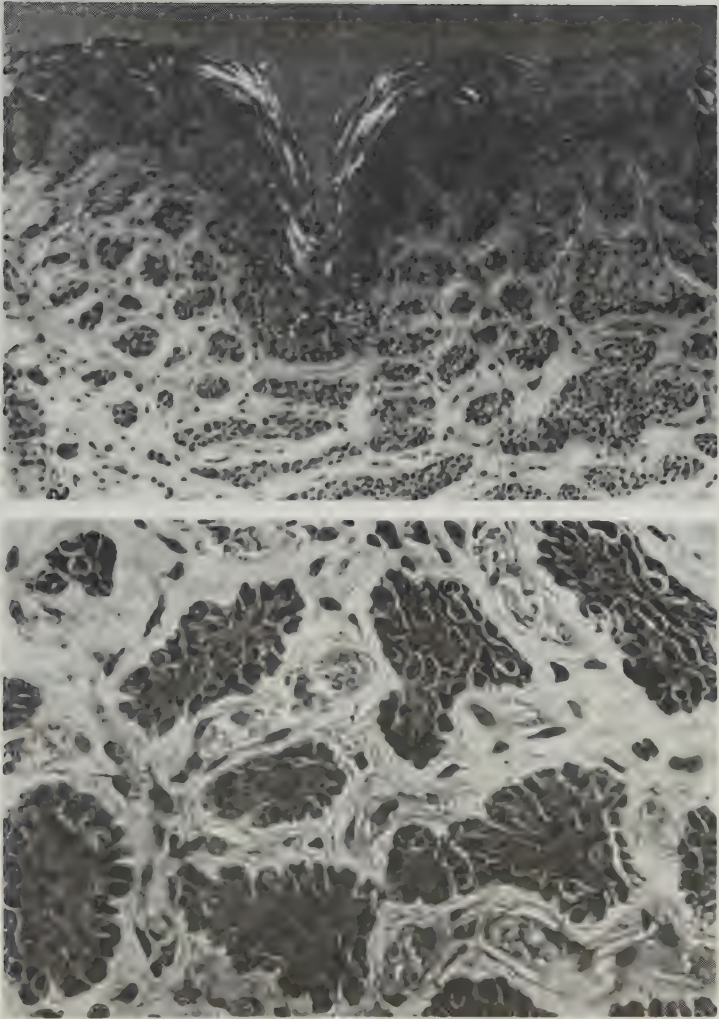


Abb. 38 a und b Frontalschnitt durch die Spitze einer Pansenzotte . Befund nach 49 tägiger energiereicher Fütterung (a im polarisiertem Licht, b nach H.E. gefärbt) (Vergr. x 400 bzw. 480)

IV. DISKUSSION

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse bestätigen, daß Pansenzotten nach Fütterung energetisch unterschiedlicher Rationen Regressions- oder Proliferationsvorgängen unterliegen (BROWNEE, 1956; NOCKELS et al., 1966; BLEICHNER und ELLIS, 1968; HOFMANN, 1973; KAUFFOLD et al., 1975; FELL und WEEKS, 1975; BERG et al., 1976; NOWCEK et al., 1980). Makroskopisch drücken sich diese Vorgänge in Veränderungen der Zottengröße- und dichte aus (SCHNORR und VOLLMERHAUS, 1967 ; HOFMANN, 1968, 1973; KÖNIG et al., 1976). Sie werden histologisch von erheblichen Strukturänderungen der Lamina epithelialis und der Lamina propria mucosae begleitet (SCHNORR und VOLLMERHAUS, 1967; MICHEL und FLECHSIG, 1968 ; PIATKOWSKI, 1975; WEYRAUCH und SCHNORR, 1979).

Diese, bereits in älteren Mitteilungen niedergelegten Erkenntnisse wurden jedoch ausschließlich an Einzelproben gewonnen, die keine Beurteilung des Verlaufs der fütterungsabhängigen Adaptation der Zotten zuließen. Darüberhinaus fehlen im Schrifttum bislang quantitative Angaben über das Ausmaß der Oberflächenvergrößerung im Verlauf fütterungsabhängiger Adaptationsvorgänge.

Erste Erkenntnisse über den zeitlichen Ablauf dieser Umbauvorgänge konnten von LIEBICH et al. (1982), BROSI (1983) und DIRKSEN et al. (1984) an Einzelzotten erhoben werden, die von Kühen durch Biopsie via Pansenfistel gewonnen wurden.

In der vorliegenden Untersuchung wurden regelmäßig zusammenhängende Schleimhautareale entnommen und morphologisch untersucht. Damit war es möglich, an größeren Probenstücken den Verlauf fütterungsabhängiger Adaptationsvorgänge in definierten Pansenbezirken über einen Zeitraum von bis zu einem halben Jahr zu verfolgen. Die makroskopische Beurteilung zusammenhängender Schleimhautproben erlaubte eine Zuordnung der Zotten nach Form, Größe und Dichte in situ. Darüberhinaus ermöglichte dieses Verfahren eine Vielzahl von Zottenvariationen zu erklären. Auch konnten die histologischen Veränderungen erfaßt werden, die im Verlauf der gesamten Versuchsdauer an der Pansenschleimhaut auftraten.

In beiden Versuchsgruppen ließen sich während der Adaptation an das jeweilige Futterregime qualitativ übereinstimmende Vorgänge im Zuge der Regression und der nachfolgenden Zottenproliferation beobachten. Das gilt gleichermaßen für die makroskopische wie für die histologische Differenzierung der Pansenschleimhaut.

Gegen Ende der energiearmen Fütterungsperiode traten in beiden Versuchsgruppen individuelle Unterschiede auf, die jedoch als quantitative Schwankungen anzusehen sind.

Die Reduktion der Energiekonzentration in den Futterrationen führte zu einer drastischen, makroskopisch erkennbaren Verkürzung der zuvor in hohem Proliferationszustand befindlichen Zotten. War eine energiereiche Fütterung vorausgegangen, so reduzierte sich die Schleimhautoberfläche bezogen auf die entnommenen Areale 1 - 3 bei Kuh I bereits innerhalb von 3 Wochen um durchschnittlich die Hälfte der Ausgangswerte. Dieser Zeitraum von 3 Wochen entsprach der von THOMPSON (1973) und HOFMANN (1973) angegebenen Adaptationszeit.

Im weiteren Verlauf der 165 täglichen Untersuchung nahm die Gesamtoberfläche der untersuchten Organproben nur noch unwesentlich ab. Dieses Feststellung ist umso überraschender als bisher angenommen wurde, daß sich die Zottenregression bei längerer, über drei Wochen hinausgehender energierarmer Fütterung fortsetzt.

In der Literatur fehlen bisher nähere Hinweise, in welcher Weise die geweblichen Reduktionvorgänge ablaufen.

Die vorliegenden Ergebnisse der Verlaufsuntersuchungen zeigen erstmalig, daß bei der Verkleinerung der Schleimhautoberfläche des Pansens zwei Vorgänge zu unterscheiden sind. Zum einen kann die Verkürzung der Zotten durch Faltenbildungen , insbesondere in den mittleren Abschnitten erfolgen. Zum anderen kann die Zotte, an der Spitze beginnend, abschnittsweise abbrechen. Diese Vorgänge können jeweils separat oder auch gleichzeitig an ein und derselben Zotte beobachtet werden. Beide Mechanismen führen zur Verkürzung (Verkleinerung) der Einzelzotte und damit zu einer Verringerung der Resorptionsfläche pro Quadratzentimeter der Pansen-schleimhaut (Abb. 39) .

Die Faltenbildung der Zotten beruht auf einer Vielzahl von histologisch nachweisbaren Einzelveränderungen. So ist als erstes eine Abnahme der Weite des interfibrillären Raumes benachbarter Kollagenfasern festzustellen, verbunden mit einer Reduktion der Gefäßlumina. Von diesem Reduktionsvorgang sind insbesondere die postkapillären Venolen im Bereich der Zottenspitze und des Zottenrandgebietes betroffen. In der Folge tritt eine Volumenabnahme der Zotte ein, ohne daß an der Oberfläche deutliche Veränderungen auffällig werden.

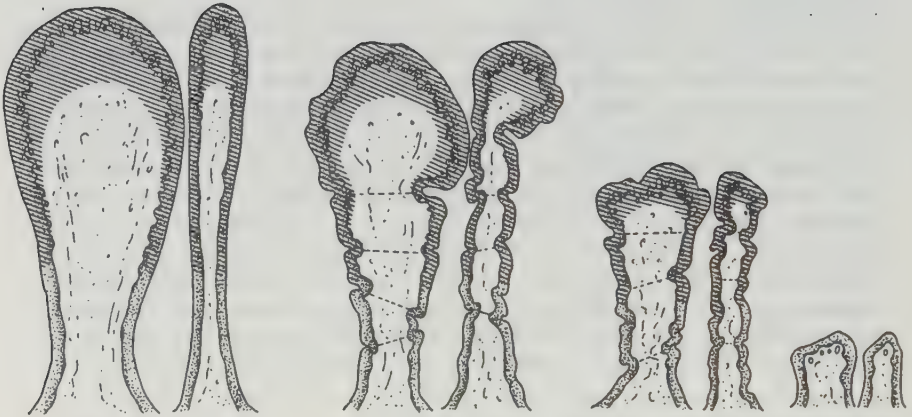


Abb.39 Schematische Darstellung der Rückbildungsvorgänge an Pansenzotten des Rindes in vier Stadien: Faltenbildung und anschließendes Abbrechen der freien Zottenenden. Die schraffierten Zottenflächen stellen Zonen der resorptionsaktiven peripheren Zottenrandbereiche dar.

Die jeweils linke Abbildung gibt die Frontalansicht, die jeweils rechte Abbildung die Sagittalansicht einer Zotte wieder.

Im weiteren Verlauf der Rückbildung der Zotten können im mittleren Zottenabschnitt makroskopisch erkennbare flache Einziehungen an der Oberfläche auftreten. Sie verlaufen quer, parallel oder schräg zueinander. Verstärken sie sich zu tieferen Kerben, so sind das präformierte Bruchstellen. Der Epitheldefekt wird von der Seite her sofort wieder geschlossen.

Die makroskopisch erkennbare Faltenbildung ist bereits von BROSI (1983) als " ziehharmonikaartig " beschrieben worden. Die eigenen Untersuchungen ergänzen diese Erkenntnisse dahingehend, daß die Faltenbildung nicht die gesamte Zottenoberfläche gleichzeitig und gleichartig betrifft, sondern die Veränderungen beginnen in der Zottenmitte und setzen sich dann zur Basis fort. Zuletzt kann die Faltenbildung auch an der Zottenspitze auftreten (Abb. 39).

Die Rückbildungsvorgänge werden von charakteristischen histologischen Veränderungen begleitet. Als erstes Anzeichen einer beginnenden Reduktion sind kollabierte Gefäße an der Zottenspitze nachweisbar, ohne gleichzeitig erkennbare Adaptationsreaktionen des Epithels und des Papillarkörpers. Nachfolgend vereinigen sich benachbarte Epithelzapfen und runden sich ab; Mitosen fehlen weitgehend. Sodann tritt unter Verkürzung der Epithelzapfen eine Verdichtung des anliegenden Bindegewebes ein, begleitet von einer zunehmenden lamellären Schichtung und späteren Faltenbildung.

Die Entstehung unterschiedlicher Kerben und Falten an den Zotten muß im Zusammenhang mit dem Energiegehalt der Futterrationen gesehen werden. Danach zeigen die von israelischen Kühen gewonnen Organproben eine schnellere und ausgeprägtere Deformationen der Zotten als diejenigen von Versuchsgruppe 1. Für diese Vorgänge sollte die starke Verringerung des Energieangebotes bei der Fütterumstellung von Laktationsfutter auf energiearme " Trockenste ration " (und die damit verbundene Beeinflussung der Pansendigestion) den Ausschlag gegeben haben. Mit der Zottenrückbildung ist in jedem Fall eine Reduktion der Vaskularisation der Zottenschleimhaut und eine Abnahme des Zottenvolumens verbunden.

Das fraktionierte Abrechen der Zotten führt zu den unterschiedlichsten Zottenformen , die als " bizarr ", oftmals als " ausgefranst " bezeichnet werden können. Sie sind insbesondere in den ersten Wochen der energiearmen Fütterungsperiode zu beobachten . Die Veränderungen im Zottenbild werden daher vor allem als Ausdruck einer kinetischen und weniger einer statisch-mechanischen Entwicklung angesehen. In der Literatur werden Zustandsbilder von Zotten vielfach mit bestimmten Typenbezeichnungen belegt, sie müssen jedoch unter dem Gesichtspunkt physiologischer, fütterungsabhängiger Rückbildungsvorgänge und der damit verbundenen Faltenbildung gesehen werden.

In früheren Untersuchungen von MAYER und LIEBICH (1980), LIEBICH et al. (1982), LIEBICH et al. (1984), DIRKSEN et al. (1984) und MAYER et al. (1986), die ebenfalls an durch Biopsie gewonnenen Pansenzotten vorgenommen wurden, führte eine methodisch bedingte Selektion von mittleren und größeren Einzelzotten zwangsläufig dazu, daß kleinere und kleinste Zotten bzw. knospenartige Zottenanlagen nicht berücksichtigt werden konnten. Die dabei erkannten Regressionsveränderungen an Pansenzotten konnten damit nur einen Teilaspekt der Zottenrückbildung wiedergeben. Die vorliegenden, an zusammenhängenden Schleimhautarealen erhobenen Befunde ermöglichen eine weitergehende Aussage über Grad und Umfang der

Zottenreduktion. Danach bilden sich zum jeweiligen Untersuchungszeitpunkt nicht alle Zotten gleichmäßig zurück, sondern es treten vielmehr neben extrem gefalteten, rückgebildeten Formen, auch kleinere unveränderte Zotten auf. Diese haben häufig schmale, fingerförmige Form. HOFMANN (1973) sprach in diesem Zusammenhang von "Hungerformen". Wahrscheinlicher erscheint indessen, daß diese auch bei energiearmer Fütterung auftretenden Zottenformen neu proliferierende Papillen darstellen. Ihre Anzahl ist beschränkt, ihr Strukturbild ähnelt dem der embryonalen Zotten.

Die Neubildung dieser Zotten aus knospenartigen Anlagen ist möglicherweise als spontane Reaktion auf die Verminderung der resorptionsaktiven Zottenfläche anzusehen. Inwieweit hierfür vielleicht andere, bislang nicht erkannte Futterinhaltsstoffe verantwortlich sind, bleibt unbekannt.

An den vorliegenden Untersuchungsergebnissen ist auffällig, daß nicht alle Zotten gleichzeitig und nicht im selben Maße auf die energiearme Fütterung auftretenden Zottenformen ihres Zottenstromas reagierten. Dies führt zu dem bekannten Bild einer hohen Heterogenität der Zottenformen. Die Ursache hierfür ist unbekannt. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß dieses morphologisch heterogene Bild der Zottenreduktion als Ausdruck unterschiedlich alter (und damit unterschiedlich reagierender) Zotten anzusehen ist.

Das Ausmaß der Rückbildung ist bei den Kühen der beiden Versuchsgruppen unterschiedlich: der Grad der Zottenreduktion war bei den Kühen der Versuchsgruppe 2 weiter fortgeschritten als bei Tieren der Gruppen 1. Oftmals waren bei diesen Tieren größere Flächen der Pansenschleimhaut sogar zottenfrei. Dies ist umso überraschender, als gerade die Kühe der Gruppe 2 nur 55 Tage lang (gegenüber 165 Tagen in Versuchsgruppe 1) energiearme Rationen erhielten. Darüberhinaus enthielten diese Futterrationen während der Trockenstezeit einen höheren Kraffutteranteil als die vergleichsweise energieärmeren Rationen bei Gruppe 1. Ein vergleichbar reduziertes Zottenprofil konnte bei den Kühen der Versuchsgruppe 1 zu keinem Zeitpunkt und in keiner der untersuchten 3 Pansenregionen beobachtet werden.

Die Ursache für diese unterschiedliche Entwicklung des Zottenprofils ist unbekannt. Als mögliche Erklärung sind mehrere Faktoren zu diskutieren. Zum einen könnte eine hormonelle Beeinflussung der trächtigen Kühe während der Trockenstezeit eine Rolle gespielt haben, zum anderen sind genetische und / oder konstitutionelle Einflüsse in Betracht zu ziehen. Wesentliche Bedeutung könnte aber auch der drastischen Senkung des Energiegehaltes von der Hochleistungsration am Ende der Laktationsperiode zu der relativ energiearmen " Trockenste ration " zukommen. Auch ist der mögliche Einfluß bislang unbekannter Stoffe auf die Zottenregression bzw. das Fehlen derartiger Substanzen zum Erhalt einer bestimmten Zottenstruktur nicht auszuschließen.

Im Gegensatz zur hohen Variabilität der Zottenform und-größe sowie ihrer Dichte konnten histologisch keine qualitativen strukturellen Unterschiede an den verschiedenen Zottentypen beobachtet werden. Wesentliche Differenzen treten allein in quantitativer Hinsicht bezüglich des Entwicklungsgrades der kollagenfaserigen Grundlagen der Zotten auf. Makroskopisch erkennbare Prozesse waren stets von histologischen Umbauvorgängen im Sinne von adaptiven Regressionsabläufen begleitet .

Nach Umstellung der Fütterung von energiearmen auf energiereiche Rationen liefen an der Pansenschleimhaut von Kühen beider Versuchsgruppen qualitativ übereinstimmende Proliferationsvorgänge ab.

Die fütterungsabhängige Zottenproliferation kann grundsätzlich auf zwei Wachstumsmechanismen zurückgeführt werden. Zum einen kann eine vormals kleine Zotte durch " Entfalten " der Einziehungen größer werden. Dieser Vorgang wird begleitet von einer Erweiterung der postkapillären Venolen, insbesondere im Zottenrandbereich und an der Zottenspitze. Die Zottenränder strecken sich, sie werden glatt und zunehmend abgerundet (" Regenerationszotte ") . Zum anderen wachsen aus knospenartigen Zottenanlagen unter dem Einfluß energiereicher Futterrationen in relativ kurzer Zeit schmale, fingerförmige Zotten. Sie entwickeln sich entweder aus bereits vorhandenen " Zottenstümpfen " oder frei zwischen benachbarten Zotten (" Neoplastische Zotte "). In jedem Fall werden die proliferativen Vorgänge vom Einsprossen neuer Gefäße begleitet. Beide Formen der Zottenproliferation sind stets mit der Neubildung lockeren Bindegewebes verbunden, das die " Regenerationszotte " kappenartig umwächst (Abb. 40).



Abb. 40 Schematische Darstellung der Proliferation von Pansenzotten durch Regeneration aus einem Zottenstumpf oder durch Neubildung aus einer gefäßführenden Zottenanlage. Die schraffierten Bezirke kennzeichnen die resorptionsaktiven Zottenrandbereiche. Die Pfeile deuten das mögliche Fortschreiten der Proliferation an.

Wesentliche histologische Veränderungen vollziehen sich während der Zottenproliferation in den Epithelzapfen und am Papillarkörper des subepithelialen Gewebes. Durch Neubildung basaler Epithelzellen nimmt die Größe der einzelnen Epithelzapfen deutlich zu. Die Zapfen werden an ihren freien basalen Enden durch postkapilläre Venolen getrennt, sie verzweigen und bilden Anlagen neuer Epithelzapfen. Durch Erhöhung der Mitoserate weichen die freien Epithelenden auseinander. Gleichzeitig werden die entstandenen Zwischenräume durch lockeres kollagenes Bindegewebe gefüllt, das mit zunehmender Zottenproliferation an Dichte und Umfang zunimmt. Infolgedessen weichen einzelne Papillarkörper zusammen mit Epithelzapfen auseinander : die Zotte vergrößert sich " ziehharmonikaähnlich " (BROSI , 1983).

Mit zunehmender Dauer der energiereichen Fütterung verändern die Zotten auch ihre Form. Sie bilden vornehmlich an der Zottenspitze neue resorptionsaktive Zonen. Die anfänglich vorherrschend langgestreckten Zottenformen verbreitern sich allmählich und bilden letztlich großflächige, auf einer breiten Basis aufsitzende Papillen mit zumeist abgerundeten Rändern.

Die vorliegenden Ergebnisse der polarisationsoptischen Untersuchungen zeigen die besondere Anordnung der Kollagenfaserbündel im Zottenstroma. Danach nehmen diese ihren Ursprung an den Bindegewebshüllen der Tunica muscularis. Sie treten in vornehmlich paralleler Anordnung durch die Tunica submucosa, verdichten sich als Zona compacta und bilden in lamellärfaseriger Anordnung das Zottenstroma. Im peripheren Endbereich teilen sich diese Fasern fächerartig auf und treten in direkten Kontakt zu den freien Enden der Epithelzapfen. Im weiteren Verlauf setzen sie sich im Maschennetz der epithelialen Tonofilamentbündel bis zur freien Epitheloberfläche fort. Andere verzweigte Fortsätze bilden einen Mantel um postkapilläre Venolen, der bei niederenergetischer Fütterung dicht, bei hochenergetischer Ration locker strukturiert ist (Abb. 41).

Die strukturelle Anordnung der Kollagenfasern läßt auf ihre besondere Bedeutung schließen. Der beschriebenen Faserverlauf spricht dafür, daß die Kollagenfaserbündel dazu bestimmt sind im Rhythmus der Pansenbewegungen eine Verkürzung und Verlängerung der Zotte zu bewirken (" Zottenpumpe ") . Im Gegensatz zu den Verhältnissen an Darmzotten übernehmen hier nicht glatte Muskelzellen die kontraktile Aufgabe, sondern Kollagenfasern, die direkt mit der Tunica muscularis in Verbindung stehen. Bei jeder Kontraktion der inneren zirkulären und der äußeren Längsmuskelschicht vermindert sich die Spannung im Zottenstroma, die peripheren Faseraufzweigungen verlieren an Zugwirkung, der vaskuläre Innendruck der postkapillären Venolen kann diese Gefäße erweitern. Während dieser Phase herrscht in den Gefäßen ein Unterdruck, resorptive Vorgänge können positiv beeinflußt werden.



Abb. 41 Schematische Darstellung der Anordnung der Kollagenfasern in der Pansenzotte sowie deren Verbindung zu den postkapillären Venolen und der Tunica muscularis.

Bei der nachfolgenden Erschlaffung der Muskelwand weichen die Faserbündel wieder auseinander, die Zugspannung im Zottenstroma steigt an, der Faserring des Kollagenmantels um die Gefäße steht erneut unter Zug, der vaskuläre Innendruck und damit die Resorptionskapazität wird gehemmt. Dieser Mechanismus der "Zottenpumpe" unterliegt fütterungsabhängigen Einflüssen. Während in den peripheren Rand- und Spitzenbereichen der "Proliferationszotten" und neoplastischen Zotten vornehmlich lockere Faserbündel ausgebildet werden, ist bei energiearmer Ration bevorzugt eine lamellär geschichtete Faseranordnung anzutreffen. Mit zunehmenden Anteilen stärkerer Faserschichten wird jedoch die Flexibilität der Zotten gerade im Hinblick auf den Wirkungsgrad der "Zottenpumpe" beeinträchtigt.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Die Pansenzotten der Wiederkäuer sind keine ausdifferenzierten Gewebe, sondern an ihnen laufen zeitlebens Auf- und Abbauvorgänge ab. Das Strukturniveau der Zotten hängt dabei von den im Zeitraum von Wochen kontinuierlich intraruminal auftretenden Konzentrationen von Butter- und Propionsäure ab, die durch den bakteriellen Abbau aus den exogen aufgenommenen Kohlenhydraten entstehen. Diese adaptiven Vorgänge sind für die intraruminale pH-Regulation und die Fettsäureresorption von erheblicher klinischer Bedeutung.

Ziel der vorliegenden Untersuchungen war die Klärung der Frage, welche strukturellen Umbauvorgänge im Einzelnen während der Zottenregression bzw. der Zottenproliferation nach Fütterung von energetisch unterschiedlichen Rationen ablaufen.

In einen Langzeitversuch wurden 4 Kühen der Holstein-Friesian-Rasse (2 trächtige, 2 trockenstehende Tiere) energiereiche, im weiteren Verlauf für 8 bzw. 23 Wochen energiearme und für weitere 6 - 7 Wochen erneut energiereiche Futterrationen angeboten. Zu Beginn, im Verlauf und am Ende der Versuche wurden über eine Pansenfistel jeweils Schleimhautstücke aus 3 unterschiedlichen Abschnitten der Pansenwand chirurgisch entnommen und morphologisch untersucht.

Die makroskopische und histologische Beurteilung der Pansenzotten nach Umstellung der Fütterung von energiereichen auf energiearme Futterrationen zeigt eine kontinuierlich verlaufende Regression der Zotten in allen Wandabschnitten : 1) eine Reduktion der Zottenlänge und Zottenbreite um ein Drittel bis um die Hälfte und 2) ein stufenweises Abbrechen der Zotten an präformierten Zottenabschnitten, gegebenenfalls bis zur Zottenbasis. Unter dem Einfluß energiereicher Futterrationen setzt eine Proliferation der Zotten ein, die teilweise auf eine Neubildung von Zotten aus knospenartigen Anlagen zurückzuführen ist. Ein größerer Anteil regeneriert sich aus älteren Zotten.

Die funktionelle Bedeutung dieser adaptiven Umbauvorgänge für die Resorptionsleistung der Pansenzotten wird diskutiert.

VI. SUMMARY

Morphological studies in nutritionally-induced regression and proliferation of the ruminal mucosa

The ruminant papillae are not a tissue with permanent equivocal structure, they rather undergo proliferative and regenerative changes all time. Responsible for the development and structure of the ruminal mucosa are the concentrations of the volatile fatty acids (VFA), particularly the propionic and butyric acids , produced continually by bacterial decomposition of the ingested carbohydrates. These adaptive changes are of clinical significance for the ruminal stabilization of the pH and the absorption of VFA.

This report will demonstrate new aspects of ruminal changes during regression and proliferation of the ruminal papillae after feeding of energetic different rations.

In a longterm experiment 4 cattles (2 pregnant, 2 non - pregnant) were fed with: 1) a high energy ration, 2) a low energy ration (6 or 23 weeks) and after this again with 3) a high energy ration (6 -7 weeks). At the beginning , during and at the end of the experiment pieces of ruminal mucosa were collected surgically by a fistula from 3 different mucosal areas for morphological study.

The macroscopic and histological observations of the ruminal wall demonstrate after the change of nutrition during the low energy period a continual regression of the villis : 1) a reduction in length and thickness of about a third to a half and 2) a break off step by step within preformed areas, often down to the villis basis . During the high energy nutrition an increase of villis is observed by proliferation of new-built villis out of buds-like anlage from the basis of the mucosa . A larger part of the villis regenerate from the older ones.

The functional significance of these results for the resorption of the ruminal mucosa should be discussed.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

- ARIAS, J., E. VIAL and R. CABRERA, 1980 :
Observations on the histogenesis of bovine ruminal papillae.
Amer. J. Vet. Res., 41, 174 - 178
- ASH, R.W. and A. DOBSON, 1963 :
The effect of absorption on the acidity of rumen contents.
J. Physiol. London 169, 39 - 61
- BERG, R., W. BARTKE und W. KAATZ, 1976 :
Untersuchungen über die Struktur der Pansenmukosa von Schafen
in Abhängigkeit vom Rationstyp. Arch. Tierernähr., 26, 587 - 597
- BLEICHNER, K. L. and W. C. ELLIS, 1968 :
Roughage source and level effects upon rumen papillae size.
J. Anim. Sci., 27, 1161 - 1168
- BROSI, G., 1983 :
Untersuchungen zur funktionellen Morphologie der Pansenschleim-
haut. Vet. Med. Diss., Universität München
- BROWNLEE, A., 1956 :
The development of the rumen papillae in cattle fed on different
diets. Brit. Vet. J., 112, 369 - 375
- BULL, L.S., L.J. BUSH, B.B. HARRIS, J.D. FRIEND and E.W. JONES, 1965 :
Incidence of ruminal parakeratosis in calves fed different
rations and its relation to volatile fat acid absorption.
J. Dairy Sci. 48, 1459 - 1466

- COMLINE, R.S., I.A. SILVER and D.STEVEN, 1968 :
Physiological anatomy of the ruminant stomach. In : Handbook of Physiology, V. Washington, p. 2647 - 2671
- DIRKSEN, G., H.G. LIEBICH , G. BROSI, H. HAGEMEISTER und E. MAYER, 1984 :
Morphologie der Pansenschleimhaut und Fettsäureresorption beim Rind - bedeutende Faktoren für Gesundheit und Leistung. Zbl. Vet. Med. A, 31, 414 -430
- ELLENBERGER, W. 1911 :
Handbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere. Parey Verlag, Berlin
- FELL, B. F. and T.E.C. WEEKES , 1975 :
Food intake as mediator of adaptation in the ruminal epithelium. In: McDonnald, E.W. and A.C.J. Warner (Eds.) Digestion and Metabolism in the Ruminant. The University of New England Publishing Units, Armidale , p. 101-118
- FLATT, W.P., R.G. WARNER and J.K. LOOSLI, 1958 :
Influence of purified materials on the development of the ruminant stomach. J. Dairy Sci., 41, 1593 - 1600
- GEIGER, G., R. HOFMANN und R. KÖNIG, 1977 :
Vergleichend-anatomische Untersuchungen an den Vormägen vom Damwild (Cervus dama) und Muffelwild (Ovis ammon musimon) , Säugetierkd. Mitteil., 25, 7 - 21
- GIESECKE, D., 1967 :
Die funktionelle Vormagenentwicklung des Wiederkäuers. Tierärztliche Umschau 22, 398 - 403
- GIESECKE, D. und H. K. HENDRICKX , 1973 :
Biologie und Biochemie der mikrobiellen Verdauung. BLV Verlagsgesellschaft München

HANNES, M., 1983 :

Untersuchungen über den Einfluß einer Strohaufnahme und verschiedenener Tränkungshäufigkeiten auf die Entwicklung des Pansens beim Mastkalb mit besonderer Beachtung der Pansenparakeratose.

Vet. Med. Diss., Universität Berlin

HEIDKAMP, M., 1976 :

Zur Adaptation der Vormagenschleimhaut des Topi (*Damaliscus lanatus*), einer selektiv äsenden Steppenantilope; Vergleichend anatomische Untersuchungen . Vet. Med. Diss., Universität Giessen

HENRICKSON, R., 1970 :

Developmental changes in the structure of perinatal ruminal epithelium. Basal infoldings, glycogen and glycocalyx.

Z. Zellforsch., 109, 15 - 19

HINDERS, R.G. and F.G. OWEN, 1965 :

Relation of ruminal parakeratosis development to volatile fatty acid absorption. J. Dairy Sci. 48, 1069 - 1073

HOFMANN, R., 1968 :

Comparisons of Rumen and Omasum Structure in East Africa Game Ruminants in Relations to their Feeding Habits.

Symposium Zool. Soc. of London.. In: (M.A. Crawford, Ed.)

Comparative Nutrition of Wild Animals. p. 179 - 194

HOFMANN, R., 1973 :

The ruminant stomach, East African Literature Bureau, Nairobi, E.A. Monogr. Biol., 2, 1 - 354

HOFMANN, R., 1978 :

Die Stellung der europäischen Wildwiederkäuer im System der Äsungstypen. In: (Hofmann, Hrsg.) Wildbiologische Informationen . Enke Verlag , Stuttgart, p. 9 - 18.

HOFMANN, R., 1978 :

Zur adaptiven Differenzierung der Wiederkäuer:
Untersuchungsergebnisse auf der Basis der vergleichenden
funktionellen Anatomie des Verdauungstraktes.
Prakt. Tierarzt, 57 , 351 - 358

HOFMANN, R. und B. SCHNORR, 1982 :

Die funktionelle Morphologie des Wiederkäuermagens.
Enke Verlag, Stuttgart.

KARR, M.R., C.O. LITTLE, G.E. MITECHELL Jr., H.A. GLIMP and P.G. WOOLFOLK,
1967 :

Anatomical and physiological changes in lambs during bacterial
inhibition. Can. J. Phys. Pharm. 45, 434 - 441

KAUFFOLD, P., 1974 :

Der Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Pansenschleimhaut.
Diss. B. Akademie d. Landwirtschaftswiss. d. DDR.

KAUFFOLD, P., J. VOIGT und B. PIATKOWSKI, 1975 :

Untersuchungen über den Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die
Pansenschleimhaut . I. Strukturen und Funktionen nach Fütterung
extremer Rationen und plötzlicher Futterwechsel.
Arch. Tierernährung, 25, 247 - 256

KAUFFOLD, P., J. VOIGT und G. HERRENDÖRFER, 1977 :

Untersuchungen über den Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die
Pansenschleimhaut. III. Schleimhautzustände nach Infusion von
Propion-, Essig- und Buttersäure.
Arch. Tierernährung. 27, 201 - 211

KAUFFOLD, P., B. PIATKOWSKI und J. VOIG, 1977 :

Untersuchungen über den Einfluß von Ernährungsfaktoren und die
Pansenschleimhaut. IV. Die Wirkung von Pflanzenproteinen und
Harnstoff auf die Schleimhautstrukturen und- funktionen.
Arch. Tierernährung 27, 379 - 391

KAUFMANN, W., H. HAGEMEISTER and G. DIRKSEN, 1980 :

Adaptation to changes in dietary composition, level and frequency of feeding. In : Ruckebusch, Y. und P. Thivend (Eds.) ,
Proc. 5th Int. Symp. on Ruminant Physiol., Clermont-Ferrand,
587 - 602

KÖNIG, R., HOFMANN, R. und G. GEIGER, 1976 :

Differenzielle morphologische Untersuchungen der resorbierenden Schleimhautoberfläche des Pansens beim Rehwild (*Capreolus capreolus*) im Sommer und Winter. Z. Jagdwiss., 22, 191 -196

LAVKER, R., W. CHALUPA and J. DICKEY, 1969 :

An electronmicroscopic investigation of rumen musosa.
J. Ultrastruct. Res., 28, 1 - 15

LAVKER, R., W. CHALUPA and P. OPLIGER, 1969 :

Histochemical observations on rumen mucosa structure and composition. J. Dairy Sci., 52, 266 -269

LIEBICH, H.G., E. MAYER , R. ARBITMAN und G. DIRKSEN , 1982 :

Strukturelle Veränderungen der Pansenschleimhaut hochproduzierender Milchkühe von Beginn der Trockenstehzeit bis 8 Wochen post partum. Proc. XII. Int. Congr. on Diseases of Cattle, Amsterdam, p. 404 - 409

LIEBICH, H.G., G. DIRKSEN, G. BROSI und E. MAYER, 1984 :

Resorption von kurzkettigen Fettsäuren aus dem Pansen des Rindes in Abhängigkeit von der Schleimhautstruktur:

I. Morphologische Befunde

Proc. XIII. Int. Congr. on Diseases of Cattle, Durban, p. 623-633

MAYER, E., und H.G. LIEBICH , 1980 :

Strukturelle und funktionelle Änderungen der Pansenschleimhaut bei Hocheistungsrindern während der Laktationsperiode und um die Geburt. Proc. XI. Int. Congr. on Diseases of Cattle, Tel Aviv, p. 842 - 857

- MAYER, E., H.G. LIEBICH, R. ARBITMAN, H. HAGEMEISTER und G. DIRKSEN, 1986 :
Nutritionally - induced changes in the ruminal papillae and in their capacity to absorb short chain fatty acids in high producing dairy cows. Proc. XIV. Int. Congr. on Diseases of Cattle, Dublin, p. 806 - 815
- MICHEL, G. und G. FLECHSIG, 1969 :
Zur Histogenese der Vormagenentwicklung und des Labmagens beim Rind, unter besonderer Beobachtung der Entwicklung der Schleimhautbildungen . Anat. Anz., 124, 403 - 418
- NOCKELS, C. F., L.S. KINTNER and W. PFANDER, 1966 :
Influence of ration on morphology, histology and trace mineral content of sheep rumen papillae. J. Dairy Sci., 49 , 1068 - 1074
- NOCEK, J. E., J. H. HERBEIN and C. E. POLAN, 1980 :
Influence of ration physical form, ruminal degradable and acetate transport and some enzymatic activities.
J. Nutr., 110, 2355 - 2364
- PIATKOWSKI, B. 1975 :
Nährstoffverwertung beim Wiederkäuer. Fischer Verlag, Jena
- SAKATA, T. and H. TAMATE, 1978a :
Rumen epithelial cell proliferation accelerated by rapid increase in intraruminal butyrate. J. Dairy Sci., 61 , 1109 - 1113
- SAKATA, T. and H. TAMATE, 1978 b :
Influence of butyrate on the microscopic structure of ruminal mucosa in adult sheep. Jap. J. Zootechnical Sci. , 49, 687 - 696
- SAKATA, T. and H. TAMATE, 1979 :
Rumen epithelium cell proliferation accelerated by propionate and acetate. J. Dairy Sci. 62, 49 - 52
- SAKATA, T., K. HIKOSAKA, Y. SHIOMURA and H. TAMATE, 1980 :
The stimulators effect of butyrate on epithelial cell proliferation by insulin; differences between in vivo and in vitro studies. In: T. Appelt (Ed.) Cell proliferation in the gastrointestinal tract, Pitman Medical Ltd., p. 123 - 137

- SANDER, E.G., R.G. WARNER, H.N. HARRISON and J.K. LOOSLI, 1959 :
The stimulatory effect of sodium butyrate and sodium propionate on the development of rumen mucosa in the young calf.
J. Dairy Sci. 42, 1600 - 1605
- SCHNORR, B. und B. VOLLMERHAUS, 1967 :
Das Oberflächenrelief der Pansenschleimhaut bei Rind und Ziege .
Zbl. Vet. Med. A , 14, 789 - 818
- STEVEN, D. and A. MARSHALL, 1970 :
Organization of rumen epithelium. In : Phillipson, A. T. (Ed.) ,
Physiology of digestion and metabolism in the ruminant.
Proc. 3 th Int. Symposium Cambridge, Oriel Press, Newcastle upon Tyne, p. 80 - 100
- STEVENS, C. E. , 1970 :
Fatty acid transport through the rumen epithelium. In: Phillipson ,
A. T. (Ed.) , Physiology of digestion and metabolism in the
ruminant,
Proc. 3 th Int. Symposium Cambridge, Oriel Press, Newcastle upon Tyne, p. 101 -112
- TAMATE, H., A.D. MCGILLIARD, N.L. JACOBSON and R. GETTY, 1962 :
The effect of various dietaries on the anatomical development of
the stomach of the calf. J. Dairy Sci. 45, 408 - 420
- TAMATE, H., T. NAGATANI, S. YONEYA, T. SAKATA and J. MIURA , 1973 :
High incidence of ruminal lesions and liver abscess in the beef
associated with intensive fattening in Miyagi Prefecture .
Tohoku J. Agric. Res. , 23, 184 - 195
- THOMPSON, F., 1973 :
The effect of frequency of feeding on the flow and composition of
duodenal digesta in sheep given straw based diets.
Brit. J. Nutr., 30 , 87 - 94
- VIDACS, G and G. WARD, 1960 :
Parakeratotic condition of rumen epithelium produced by an all-
concentrate ration . J. Dairy Sci., 43 , 875 - 883

WARNER, R.S., W.P. FLATT and J.K. LOOSLI, 1956 :

Ruminant nutrition - dietary factors influencing the development of the stomach. Agric. and Food Chem. 4, 788 - 791

WEYRAUCH, D. und B. SCHNORR, 1979 :

Der Papillarkörper der Vormagenschleimhaut bei Schaf und Ziege. Anat., Histol. Embryol., 8, 248 - 261

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. H.- G. Liebich für die Überlassung des Themas, für seine unermüdliche, geduldige Hilfe und seine ständige Bereitschaft, mir in Rat und Tat bei der Fertigstellung der Arbeit zur Seite zu stehen. Es ist vor allem seiner Einsatzbereitschaft zuzuschreiben, daß die vorliegende Arbeit in dieser Form und zu diesem Zeitpunkt fertiggestellt werden konnte.

Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. G. Dirksen gilt mein besonderer Dank für die großzügige Unterstützung und stete Förderung bei der Durchführung dieser Arbeit.

Herrn Prof. Dr. F. Sinowatz danke ich für die Überlassung des Arbeitsplatzes am Institut für Tieranatomie II.

Herrn Dr. E. Mayer, Obertierarzt an den Veterinary Clinical Services, Hachaklait, Israel, danke ich in besonderer Weise für die hilfsbereite Unterstützung bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials.

In gleicher Weise gilt mein herzlicher Dank Herrn A. Arbel, Tierarzt bei den Veterinary Clinical Services, Hachaklait, Israel, für die Hilfestellung bei der Beschaffung wissenschaftlicher Einzeldaten.

In gleicher Weise bin ich Frau B. Ruppel für die Anfertigung der wissenschaftlichen Zeichnungen mit bestem Dank verpflichtet.

Für die hilfreiche Unterstützung bei der Herstellung der photographischen Abzüge gilt auch Frau Münster mein besonderer Dank.

Lebenslauf

Am 10. Februar 1952 wurde ich, Michael Schwarz, als zweiter Sohn meiner Eltern Eva Schwarz , geb. Pick und David Otto Schwarz in Tiberias, Israel, geboren.

Meine ersten Lebensjahre verbrachte ich zusammen mit meinen Eltern und meinem älteren Bruder im Kibbutz Afikim, Jordantal. Dort besuchte ich in den Jahren 1958 - 1966 die Volksschule. Von 1966 - 1970 erlernte ich an der beruflichen Zentralschule im Jordantal den Beruf des landwirtschaftlichen Maschinentechnikers.

Von Februar 1971 bis Februar 1974 leistete ich meinen Wehrdienst ab und verblieb noch bis August 1974 im israelischen Militärdienst.

Von September 1974 bis Oktober 1975 war ich im Internat der Zentralschule in Afula Jugendleiter. Während dieser Zeit legte ich die israelische Reifeprüfung ab und erhielt im Oktober 1975 das Reifezeugnis.

Im Oktober 1975 begann ich an der Landwirtschaftlichen Fakultät der Hebräischen Universität Jerusalem, in Rehovot das Studium der Landwirtschaft. Dieses Studium schloß ich im April 1979 erfolgreich mit dem Titel B.S.C. ab.

Am 21. April 1979 kam ich nach München, um Tiermedizin zu studieren. Von Mai 1979 bis Mai 1980 erlernte ich an verschiedenen Instituten die deutsche Sprache. Im November 1980 nahm ich an der Tierärztlichen Fakultät der Universität München das Studium der Veterinärmedizin auf und schloß dieses am 14. August 1985 mit dem Staatsexamen erfolgreich ab.

Das Thema der vorliegenden Dissertationsschrift wurde mir im September 1985 gestellt. Von Juni bis Oktober 1986 unterbrach ich diese wissenschaftliche Tätigkeit, um an meinem Arbeitsplatz in Israel zu praktizieren.

Seit März 1987 bin ich als Tierarzt bei den Veterinary Clinical Services Hachaklait, Haifa, tätig.

